Aus dem Neurologischen Institut zu Frankfurt a. M.

Die Leistungen des Zentralnervensystems beim Frosch

dargestellt mit Rücksicht auf die Lebensweise des Tieres.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer hohen medizinischen Fakultät
der Ruprecht-Karls-Universität zu
Heidelberg

vorgelegt von

Fritz Edinger
aus Frankfurt a. M.

Heidelberg
1913.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität Heidelberg

Dekan
Geh. Hofrat Prof. Dr. W. Fleiner

Referent
Prof. Dr. F. Nissl

1913.

Veröffentlicht in der „Zeitschrift für allgem. Physiologie“,
Bd. XV, Heft 3, Sammelreferat, S. 15—64.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit stellt den Versuch dar, die biologischen Leistungen eines Tieres, soweit das heute möglich ist, auf die Verrichtungen des Zentralnervensystems und der Sinnesorgane zurückzuführen. Daß dies am Frosche geschieht, findet seine Rechtfertigung darin, daß es sich um das alte Haustier der Physiologen, vor allem der Neurophysiologen, handelt, daß auch die Anatomie des Nervensystems hier bereits zu einem guten Teil erforscht ist (Gaupp, P. Ramon, L. Edinger) und schließlich darin, daß wir hier ein Tier besitzen, dessen Lebensweise nahezu seit den ersten Anfängen der Zoologie und Biologie eingehend beobachtet worden ist. Die Arbeit macht weniger den Anspruch, neues Tatsachenmaterial zu bringen, als vielmehr die alten Tatsachen unter neuen Gesichtspunkten zu ordnen und zu neuen Fragestellungen zu gelangen. Nach Möglichkeit habe ich dabei versucht, den historischen Werdegang der Forschung auf diesem Gebiete zu skizzieren.

Zur Biologie.

Die bei uns in Deutschland vorkommenden und vorwiegend zu Experimenten verwendeten Frösche sind der grüne Wasserfrosch, Rana esculenta, und der braune Grasfrosch, Rana temporaria. Über den ersteren schreibt Brehm:

„Als Freund der Wärme sucht er jeden Sonnenstrahl auszunutzen, kommt deshalb am Tage regelmäßig zur Oberfläche empor, hier mit dem Kopfe über dem Wasser, die gewaltigen Schwimmfüße breit gespreizt, sich auf einer Stelle erhaltend oder, was ihm bequemer, auf dem breiten Blatte einer Wasserpflanze, einem breiten Holzstück, einem überragenden Steine oder Felsblock am Uferrande oder auf einem ähnlichen Plätzchen sitzend und sich der Wärme mit Lust und Behagen hingebend. Ungestört verweilt er in solcher Lage halbe Tage ohne sich zu rühren; gestört oder durch eine sich ihm bietende Beute verlockt, springt er mit einem gewaltigen Satz ins Wasser“ usf.

Es handelt sich, wie wir sehen, um ein Tier, das sich im ganzen wenig bewegt. Dagegen verhält sich Rana temporaria zumeist lebhafter, treibt sich bei der Jagd, die an heißen Tagen oft nachts betrieben wird, im Grase umher, seine Beute aufsuchend. Er ist besonders an feuchten Abenden auf den Wegen und im Grase zu treffen, während man Rana esculenta nur in Sümpfen und in deren Nähe findet.

Im einzelnen ist mir nach Brehm und eigenen Beobachtungen folgendes bekannt:

Fortbewegung: Die Bewegungen auf dem Lande sind ein langsames Kriechen und der Sprung. Beim Sprung nehmen Vorder- und Hinterbeine zunächst eine ganz charakteristische kontrahierte Haltung an, und dann erfolgt die Abstoßung wesentlich durch die Hinterbeine, die sich fast parallel anspannen. Ist Wasser in der Nähe, so schließen sich an die Sprungbewegungen sofort die Schwimmbewegungen an. Diese sind wohl geordnet, mit Anziehen, Spreizen und Abstoßen der Beine; die schlaff zusammenliegenden Zehen spreizen sich und spannen die breiten Schwimmhäute, die beim Zurückziehen, wie es scheint, jedesmal flatternd schlaff werden. Wenn im folgenden von Schwimmen die Rede ist, so handelt es sich um diese koordinierten Schwimmbewegungen.

Nahrungsaufnahme: Nicht domestizierte Frösche gehen in der Regel nur an Nahrung, die sich bewegt. Für domestizierte wird gelegentlich das Gegenteil behauptet, jedoch habe ich im jahrelangen Umgange nichts Derartiges gesehen. Man kann diese Tiere innerhalb eines Haufen ruhig liegender Fleischstücke nahezu verhungern lassen, dagegen mit einer bewegten Rosine oder noch besser mit einem roten Lappen (Goltz.

Yerkes) leicht angeln. An warmen Tagen, vor allem vor Gewittern, wo die Tiere besonders erregbar erscheinen, verläuft der Freßakt ungeheuer schnell. Man sieht nur ein einfaches Hinstürzen auf das Insekt, den Wurm oder das bewegte Fleischstück. An kühleren Tagen kann man aber den Akt und sein Zustandekommen besser verfolgen und erkennen, aus welchen Teilakten er besteht. Man sieht dann folgendes: Da infolge der eigentümlichen Stellung der Augen des Frosches der Wurm oder das Insekt in der Regel von der Seite bemerkt wird, so erfolgt zuerst eine Kopfdrehung. Zugleich richtet sich der Frosch auf. Bewegt das Beutetier sich nun weiter, so krümmt er zunächst den Rücken, um dann, falls die Bewegung nicht aufhört, zuzuschnappen. Seltener erfolgt dieses Zuschnappen auf größere Entfernungen und im Sprung, wie es bei Laubfröschen die Regel ist. Das eigentliche Ergreifen der Beute erfolgt durch Hervorschnellen der klebrigen Zunge, die dabei bis zur fünffachen Länge ausgedehnt werden kann. Hört in irgendeinem der hier skizzierten Stadien die Bewegung des Beutetieres aus irgendeinem Grunde auf, so wird der ganze Akt unterbrochen, um bei einer neuen Bewegung der Beute von vorne zu beginnen. Im Zustand der Bewegung wird auch die kleinste Beute, z. B. die eines einzelnen Fliegenbeines wahrgenommen. Es ist nicht beobachtet worden, daß Frösche ihre Nahrung über den optischen Gesichtskreis hinaus verfolgen, wie man das bei den ihnen nahestehenden Kröten gesehen haben will.

Stimme: Am Tage hört man seltener die Stimme eines Frosches, in Aquarien kaum je. Im Freien aber, und besonders zur Begattungszeit, erheben sie, durch eine uns noch nicht bekannte Veranlassung getrieben, vielfach gegen Abend ihre Stimme, wo dann in den Tümpeln und ihrer Nähe zumeist ein ohrenbetäubendes Konzert entsteht, und zwar in der Weise, daß zumeist ein Männchen zuerst die Stimme erhebt, worauf andere einfallen. Es handelt sich hier immer um Rana esculenta, während Rana temporaria selten quakt, und ohne daß sich hierbei ein Begabungsunterschied zwischen beiden Geschlechtern zeigt.

Begattung: Die Brunst tritt bei Rana temporaria im März, wenn das Eis taut, bei Rana esculenta erst Ende Mai bis Anfang Juni auf. In dieser Zeit umklammert das geschlechtsreife männliche Tier mit den Vorderbeinen nicht nur Weibchen, sondern alles, was ihm in den Weg kommt, z. B. Holzstücke, aber auch lebende

Fische, z. B. Karpfen, denen Kiemen und Augen ausgerissen werden, und die dabei elend zugrunde gehen. Während dieser Umklammerung kann man dem männlichen Frosch ganze Extremitäten, ja den Kopf abschneiden und die Eingeweide herausreißen, ohne daß er von der Umklammerung abläßt. Durch den Druck der Umklammerung wird der Laich aus dem Körper des Weibchens herausgepreßt und sofort befruchtet. Die Umklammerung vollzieht sich bei allen Froscharten nur im Wasser.

Die Frösche verbringen fast die Hälfte des Jahres unter Laub, Erde und Schlamm verkrochen in voller Ruhe. In Terrarien sieht man gelegentlich, wie sie in dem engen Spalt zwischen Glaswand und Felsen sich zu Dutzenden übereinander schichten. Die Tiere liegen so mit geschlossenen, eingezogenen Gliedmaßen und stark eingeschränkter Atmung, ein Zustand, der jedoch, was seine Tiefe und Starrheit angeht, nicht annähernd dem Winterschlaf der Säuger gleichkommt und bei geringer Zunahme der Temperatur, vor allem bei den in Gefangenschaft lebenden Tieren, auch im Winter leicht in Erwachen übergeht.

Dies sind kurz zusammengefaßt die wesentlichsten und bis jetzt bekannten biologischen Tatsachen. Auch bei jahrelanger Beobachtung von Fröschen wird man nicht wesentlich mehr als das Vorstehende erfahren.

Das Nervensystem und seine Verrichtungen.

Das Nervensystem des Frosches ermöglicht, wie aus dem Obigen hervorgeht, nur eine relativ geringe Zahl von in sich immer gleichen Bewegungen. Sie werden durch bestimmte Rezeptionen von der Außenwelt erregt. Sehr erleichtert und vereinfacht wird die Funktion des Nervensystems dadurch, daß eine Anzahl der Bewegungen durch die Anordnung der Knochen und Muskeln, auch durch Stärke und Verlauf der letzteren so fest gegeben sind, daß sie z. B. durch elektrischen Reiz auch dann zustande kommen, wenn gar kein Nervensystem existiert. Kreidl zeigte auf dem internationalen

Physiologenkongreß in Wien 1910 Frösche, denen er Gehirn und Rückenmark total zerstört und außerdem die Nervi ischiadici ausgerissen hatte. Wenn er solche Tiere in hockende Stellung brachte und einen Induktionsschlag durch sie leitete, sprangen die nervenlosen Präparate mit einem eleganten Satz weithin, um als schlaffe Fleischmasse niederzufallen. Wir haben den Versuch mit Erfolg wiederholt.

Die normalen Tiere erhalten die die Bewegungen auslösenden Rezeptionen durch die Sinnesorgane, die Haut, die Muskeln und Gelenke.

Die **Sinnesphysiologie** der Tiere ist immer zu einem Teil physiologische Psychologie, da wir zumeist die Wirkung eines Reizes nur an der Art seiner Beantwortung erkennen können, und weil eben diese Beantwortung, vor allem bei höher organisierten Tieren, durch mancherlei Umstände beeinflußt werden kann. Hier haben vor allem die Untersuchungen von Merzbacher und Yerkes eingesetzt, die uns gezeigt haben, daß die Reaktion auf einen Reiz durch andere Reize je nach ihrer Art, ihrer Intensität und vor allem nach ihrem zeitlichen Verhältnis verstärkt, modifiziert oder aufgehoben werden kann. Gerade dadurch ist bisweilen die Möglichkeit gegeben, die Wirkung eines Reizes auch da festzustellen, wo eine direkte Beantwortung nicht zu erzielen ist. L. Edinger vertritt die Ansicht, daß das sogenannte Palaeencephalon (Zentralnervensystem exklusive Großhirn) überhaupt nur auf adäquate Reize, d. h. solche, die dem Tier biologisch irgend etwas sagen, direkt reagiert. Inadäquate können ebensowenig Bewegung hervorrufen wie uns z. B. eine chinesische Warnungstafel vor einem Abgrund zurückhalten kann. Da für die Sinnesnerven des Frosches mit Ausnahme des Olfaktorius, über dessen Funktion wir noch außerordentlich wenig wissen, eine Verbindung mit dem Großhirn sich nicht hat nachweisen lassen, so kann er in obigem Sinne als palaencephales Tier gelten.

Chemischer Sinn: Daß Geruchsrezeptionen vorhanden sein müssen, das beweist die Existenz eines breit ausgebildeten Bulbus olfactorius, zu dem sich sogar noch Nebenbulbi (Wiedersheim) gesellt haben. In ihnen münden zweifellos Fila olfactoria aus den Epithelzellen der Nase und aus ihnen entspringt ein Tractus olfacto-corticalis, der in den frontalen und lateralen Teilen des Vorderhirns verloren geht. Diese müssen also die Homologa des Lobus olfactorius sein.

Dorsal und auf die Medialwand des Vorderhirns übergehend, liegen zerstreute Zellen, die man seit den Untersuchungen von L. Edinger als die Homologa des Ammonshorns ansieht. Zu ihnen steigen einige spärliche Bündel aus der Hirnbasis der Medialwand empor, Bündel, die bei den Reptilien und Säugern sehr viel kräftiger ausgebildet sind. Man weiß aus den Untersuchungen des genannten Autors, daß sie eine Verbindung zwischen den sekundären Zentren des Geruchsapparates im Riechlappen mit der hier erst in Spuren auftretenden Hirnrinde darstellen. Edinger vermutet deshalb, daß die ältesten „Gnosieen" — so bezeichnet er die Rindenrezeptionen im Gegensatz zu den Rezeptionén anderer Hirnteile — auf dem Gebiete des Geruchssinns gesucht werden müssen.

Leider ist experimentell so gut wie nichts bekannt. Nach Graber soll die Feuerunke, Bombinator, wenn man ihr Rosenöl vor die Nase hält, nach 60 Sekunden untertauchen, dagegen auf Äther und Senföl schon nach 1—5 Sekunden. Welche Maßregeln hierbei zur Verhütung anderer Reize getroffen wurden, gibt Graber nicht an. Ich selbst habe die zur Fütterung bestimmten Mehlwürmer in die verschiedensten Flüssigkeiten (Benzin, Tinct. valeriana usw.) getaucht, dann auch, um einen vielleicht etwas adäquateren unangenehmen Reiz zu gewinnen, in verwesendem Fleisch gewälzt; sie wurden alle prompt wie normale Würmer gefressen. Da die Versuche aber auch mit stark beißender Kalilauge glückten, so scheinen sie mir doch nichts anderes zu beweisen, als daß eben der Anreiz zum Zuschnappen etwaige unangenehme Reize überwiegt. Hier müssen weitere Untersuchungen einsetzen, am besten auf dem von A. Schaeffer begangenen Wege, dem es geglückt ist, durch Bestreichen mit Nelkenöl seinen Tieren die ehemals bevorzugten Regenwürmer so zu verleiden, daß sie schließlich nur noch Mehlwürmer nahmen. Diese Versuche müßten wiederholt werden, jedoch mit einem Stoff, der nicht wie das Nelkenöl auch die Schleimhäute, sondern nur den eigentlichen Geruchssinn angreift. Wenn schließlich Yerkes erwähnt, sein Schüler Sherwin habe in einer bisher unveröffentlichten Arbeit bewiesen, daß der Frosch Kampfer und Jodide „riecht", so müssen wir auch hier einwenden, daß es sich eben um schleimhautreizende Stoffe handelt.

Über den Geschmack wissen wir noch weniger. Ob die von Bethe in der Schleimhaut der Zunge gefundenen, Geschmacksknospen ähnlichen Apparate wirklich dem Geschmack oder, wie Bethe und Gaupp vermuten, dem Tastsinn dienen, bleibt zweifelhaft. Ich selbst habe Versuche im gleichen Sinne wie die obigen

(Salz, Zucker, Essigsäure, Chinin) und mit dem gleichen negativen Erfolg angestellt. Auch hier wären wohl Experimente nach Art der Schaeffer'schen angebracht. Eine große Rolle können m. E. weder Geruch noch Geschmack spielen, da ja die Nahrungssuche, wie wir gesehen haben, sich auf rein oder jedenfalls vorwiegend optischem Wege vollzieht.

Für einen chemischen Sinn der Amphibienhaut sprechen vor allem Graber's Versuche an Tritonen. Diese Tiere unterscheiden schon sehr feine Salzlösungen von Süßwasser und ebenso voneinander, indem sie das Süßwasser, resp. das mit der geringeren Salzkonzentration aufsuchen. Auch sollen sie auf aromatische Öle (z. B. Rosmarin) mit dem Schwanz feiner reagieren als mit der Nase.

Ferner hatte schon Sanders Ezn gefunden, daß die Froschhaut, wenn er sie solange kniff, bis sie auf kein Kneifen mehr reagierte, dann doch noch chemisch reizbar war.

Exaktere Untersuchungen verdanken wir dem Amerikaner Lawrenze W. Cole. Er hat die Empfindlichkeit der Froschhaut gegen Ammonium-, Kalium-, Natrium- und Lithiumchlorid geprüft und gefunden, daß diese chemische Empfindlichkeit auch dann fortbestand, wenn man die Haut so stark kokainisierte, daß sie mechanisch nicht mehr reizbar war. Leider verliert der Versuch an Beweiskraft durch die gleichfalls von Cole beobachtete Tatsache, daß der enthäutete Muskel chemisch noch weit reizbarer ist als die Haut, so daß es sich möglicherweise in obigem Falle um eine Muskelreizung handelte.

Trotzdem dürfte es im ganzen wahrscheinlich sein, daß die Froschhaut gewisse chemorezeptive Fähigkeiten besitzt.

Lichtsinn. Hess hat durch eingehende Versuche, die den Tieren ihre Beute in sämtlichen Farben und in sämtlichen Helligkeitsgraden zeigten, nachgewiesen, daß das Spektrum der Amphibien am langwelligen und am kurzwelligen Ende ebenso weit reicht als bei uns, und daß auch die Adaptation ungefähr der menschlichen entspricht. In der Luft sind die Frösche etwas myopisch, da der Brechungsexponent des Wassers = dem der Cornea ist, so daß hier die Cornealbrechung wegfällt; da die Akkommodationsfähigkeit gering ist (Beer), sieht das Tier im Wasser schlecht. In der Luft bewegt sich der Fernpunkt zwischen 216 und 135 mm, so daß das Tier seine Beute erkennen kann, sobald sie auf Sprungweite herangekommen ist.

Der Sehnerventractus aus den Ganglienzellen der Retina überzieht beim Frosch die ganze Außenseite des Thalamus, endet zum gutem Teil in dem da liegenden Corpus geniculatum laterale und mit dem Rest seiner Fasern in dem Dach des Mittelhirns. Diese längst bekannten und von Bellonci auf das sorgfältigste mikroskopisch erforschten Verhältnisse sind bei allen Versuchen über die Funktionen der oben genannten Hirnteile, auch bei den neueren, merkwürdigerweise nahezu außer acht gelassen worden. Vor allem hat man übersehen, daß kaum eine Thalamusverletzung beim Frosch möglich ist, ohne die ihm so dicht lateral anliegenden Sehnervenfasern direkt zu durchschneiden. Aus diesem Grunde sind die Ergebnisse der bisherigen Versuche außerordentlich widersprechend.

Während Desmoulins und Magendie merkwürdigerweise im gleichseitigen Lobus opticus das Sehzentrum vermuteten, fand bereits Renzi ganz richtig, daß Blindheit eines Auges dann eintrat, wenn man das Tectum opticum, der gegenüberliegenden Seite entfernte. Dasselbe fanden Blaschko, Bechterew und Steiner.

Blaschko nahm seinen Fröschen zunächst das Großhirn, worauf sie noch die kompliziertesten Hindernisse vermieden (wenn man sie zum Sprunge reizte). Er nahm auch den Thalamus fort, ohne daß dieses Verhalten sich änderte. Nun entfernte er den linken Lobus opticus und setzte dann das so verstümmelte Tier vor die Kante eines aufrecht stehenden Brettes, so daß beide Augen von rechts und links, aber nicht von vorne, Licht erhielten. Wenn er nun die Tiere von hinten reizte, so sprangen sie regelmäßig nach links, wie es der Fall sein mußte, wenn der rechte Nervus opticus keine Rezeptionen mehr leitete. Darauf schnitt er ihnen den linken Nervus opticus durch und der Erfolg war, daß sie bei nunmehriger Reizung direkt in das Hindernis hineinsprangen, also absolut blind waren.

Bechterew fand, daß die Tiere nach Zerquetschung der Zweihügel mittels einer Pinzette öfters an Hindernisse stießen und nicht entflohen, wenn man die Hand vor ihren Augen bewegte, obwohl sie noch Großhirn und Thalamus besaßen. Eine Pupillenerweiterung trat erst dann auf, wenn man an der Stelle der zerstörten Lobi weiter in die Tiefe ging, was wohl auf eine Verletzung der Oculomotoriuskerne zurückzuführen ist.

Steiner gibt an, daß, wenn er die Thalami von oben her mit einer glühenden Nadel bis zu genügender Tiefe, aber unter Schonung der am Grunde der Sehhügel einherziehenden Tractus zerstörte, daß dann die Tiere, vor ein Hindernis gesetzt, diesem nach wie vor

auswichen. Dagegen sollen sie, wenn man außer dem Thalamus noch die Decke der Zweihügel entfernt, regelmäßig in das Hindernis hineinspringen.

Schrader, der keine eigenen Versuche angibt, äußert sich im Kapitel über den Freßakt dahin, die des Thalamus beraubten Tiere fingen deshalb keine Fliegen mehr, weil sie sie nicht sehen könnten.

Diese Schrader'sche Ansicht glaubt Loeser auf Grund seiner Versuche bestätigen zu können. Er hat Thalami und Lobi optici sowohl gemeinsam als getrennt voneinander exstirpiert und zwar mit folgenden Ergebnissen: Bei Exstirpation der Thalami — fast totale Blindheit, die noch nach $2^1/_2$ Monaten unverändert bestehen blieb. Nach Entfernung der Lobi (oder nur des Zweihügeldachs) — geringer Sehdefekt, der nach $2^1/_2$ Monaten vollkommen verschwunden war. Nach Wegnahme von Thalamis und Lobis — dauernde absolute Blindheit. Einseitige Defektsetzung hat die entsprechende Wirkung auf der gekreuzten Seite. Loeser schließt daraus, daß die Hauptkerne des Nervus opticus im ventralen Teil des Thalamus liegen, und daß zwischen dieser Pars retinalis thalami und den anterioventralen Teilen des Lobus (Tectum opticum) eine Verbindung besteht. Daher die vorübergehenden Störungen nach Entfernung der Lobi, die keinesfalls die Hauptzentren der Nervi optici enthalten könnten. Leider fehlt hier jede Angabe darüber, wie Loeser die Thalami entfernt hat, und inwieweit ihm eine Schonung der Tractus möglich war, ebenso, was er unter Blindheit resp. geringer Sehstörung versteht, d. h. wie er beide nachgeprüft hat.

Gerade auf diese beiden Dinge aber kommt es an. Blaschko und Steiner, deren Tiere nach Thalamusentfernung noch sahen, erwähnen ausdrücklich, daß sie die Tractus sorgfältig geschont haben. Es ist sehr möglich, daß sie auch Teile des Thalamus geschont und jedenfalls höchstwahrscheinlich das dem Thalamus anliegende Corpus geniculatum laterale intakt gelassen haben, während Loeser es wohl mit zerstört hat. Im übrigen haben diese Versuche nichts anderes gezeigt, als daß nach Entfernung der Thalami jedenfalls noch genügend Sehvermögen übrig bleibt, um Hindernisse zu vermeiden, ein Rest, der natürlich verschwindet, wenn man auch die Lobi und damit die letzte Endstation der Sehnerven wegnimmt. Die Lobi allein zerstört haben nur Bechterew und Loeser, deren Resultate sich allerdings teilweise widersprechen. Bechterew's Tiere sprangen „öfters" (nicht immer) gegen das Hindernis, bei Loeser handelt es sich nur um eine geringe Sehstörung, die nach $2^1/_2$ Monaten nicht mehr da war. Es liegt hier am nächsten, an-

zunehmen, daß das Tier zwar zunächst (Bechterew gibt nicht an, wie lange er seine Tiere beobachtet hat) nicht mit den im Thalamus-Geniculatum endenden optischen Rezeptionen auskommt, daß es dies aber durch Gewöhnung lernen kann.

Die Hauptschwäche aller dieser Versuche liegt jedenfalls in der Mangelhaftigkeit der eigentlichen Sehexperimente. Man hat nur zwei Dinge geprüft, nämlich erstens: Weicht das Tier, wenn man es reizt, Hindernissen aus? und zweitens: Flieht es, wenn man die Hand an seinen Augen vorbeibewegt. Nun wissen wir aber vom Menschen her, daß Hindernisse durchaus nicht nur optisch vermieden werden. Die meisten Menschen, denen man die Augen verbindet, fühlen es mehr oder weniger deutlich, wenn sie in die Nähe eines festen Gegenstandes kommen, und bei Leuten, die seit ihrer Geburt oder überhaupt nur längere Zeit blind sind, ist dieses Vermögen noch weit höher entwickelt. Wenn man nun noch in Betracht zieht, daß auch die Haut des Frosches photisch rezeptiv ist (s. u.), so kann man im Vermeiden von Hindernissen, vor allem Monate nach der Verletzung, keinen Beweis für die Erhaltung des Sehens mehr erblicken. Ebensowenig beweist allerdings umgekehrt die Tatsache, daß ein Frosch vor der sich bewegenden menschlichen Hand nicht Reißaus nimmt, eine absolute Blindheit. Dieser Fluchtreflex geht bei längerer Gefangenschaft, besonders in den engen Laboratoriumbehältern leicht mehr oder weniger verloren, ist auch stark von der herrschenden Temperatur abhängig.

Wir kennen nun allerdings einen Reflex, dessen positiver Ausfall hier schon eher Beweiskraft hätte. Es ist dies der schon erwähnte Freßreflex, der, wie wir gesehen haben, wahrscheinlich auf rein optischem Wege entsteht und nur durch das Bild eines beweglichen Gegenstandes ausgelöst werden kann. Es handelt sich jedoch hier um einen Kettenreflex, zu dessen Zustandekommen die optische Reizkomponente zwar eine absolute, aber schwerlich die einzige Bedingung darstellt. Die Tiere, denen Schrader den Thalamus genommen hatte, verhielten sich infolge Fehlens der wichtigsten sensiblen Zentren nahezu soporös, so daß auch bei erhaltener Sehkraft ein Schnappen nach Fliegen nicht zu erwarten war. Aussichtsvoller scheinen mir Versuche, ob nach alleiniger Abtragung des Tectum opticum noch Fliegen gefangen werden. Geschieht dies, so wäre damit der Beweis erbracht, daß die Lobi jedenfalls kein wichtiges Sehzentrum enthalten, dagegen ließe sich aus dem Nichtzustandekommen des Reflexes höchstens schließen, daß die eventuell

bleibende optische Reizbarkeit zur Auslösung nicht mehr stark genug ist.

Weiter wäre wohl eine genauere Beobachtung des Verhaltens der Pupillen zu empfehlen. Die Erhaltung der Pupillarreflexe würde jedenfalls beweisen, daß noch lichtrezipierende Zentren vorhanden sind. Dagegen kann Pupillenstarre, besonders bei Zweihügelverletzung natürlich ebensogut auf einer Läsion im motorischen Teil des Reflexbogens beruhen.

Aus dem Obenstehenden geht hervor, daß der Sehakt des Frosches in seiner Beziehung zu Mittel- und Zwischenhirn noch keineswegs geklärt ist, und daß neue Arbeiten erwünscht sind, welche einmal die Anatomie berücksichtigen, dann aber auch sich einer biologisch mehr adäquaten Methode bedienen.

Es ist von allen Autoren, die sich mit der Frage beschäftigt haben, bestätigt worden, daß da, wo es sich nicht um Bilder, sondern um einfach photische Reize handelt, die Haut ebenso rezeptiv veranlagt ist wie das Auge oder wie Haut und Auge (Graber, Koranyi, Parker, E. Torelle, Pearse). Daß es sich hierbei nicht um Wärme handelt, zeigt die Tatsache, daß auf dunkle Wärme von einer dem Licht entsprechenden Temperatur keine Reaktion erfolgt, während die Haut auch dann noch positiv reagiert, wenn die Lichtstrahlen vorher eine die Wärme absorbierende Alaunlösung passiert haben. Sowohl Auge wie Haut sind für das ganze Spektrum empfindlich, doch soll bei der Haut, im Gegensatz zum Auge, bei stärker brechenden Strahlen die Empfindlichkeit nicht zunehmen (Pearse). Direkte Bestrahlung irgendwelcher Teile des bloßgelegten Zentralnervensystems bleiben nach Parker ohne Wirkung. Ob zwischen Haut und Augen irgendein physiologischer Zusammenhang besteht, darüber ist wenig bekannt. Engelmann beobachtete Veränderungen der Retina nach Beleuchtung der Froschhaut. Fick umgekehrt Veränderungen in der Hautfarbe nach Durchschneidung der Optici. Bekannt ist ja auch das von fast allen Physiologen beobachtete Auftreten einer starken Verdunkelung der Haut nach Wegnahme der Thalami, die jedoch nach Schrader im Laufe der Zeit wieder verschwinden soll.

Sehr zahlreich und ebenso widerspruchsvoll in ihren Ergebnissen sind die Untersuchungen über sogenannten Phototropismus bei Fröschen. Loeb's Frösche verhielten sich absolut negativ, d. h. sie zogen sich in die dunklen Ecken ihrer Kasten zurück, einerlei, ob er Tageslicht, rotes oder blaues Licht einfallen ließ. Nachher bemerkt er allerdings, daß die Tiere überhaupt nur durch stärker

brechende Strahlen beeinflußt wurden. Graber's Tiere reagierten auf Tageslicht negativ (sehende wie blinde), desgleichen flohen sie kurzwelliges Licht (ultraviolett, blau, grün) und zogen, wenn sie die Wahl hatten, langwelliges vor. Ebenso verhielten sich Merzbacher's Frösche, die gleichfalls rotes Licht aufsuchten. Die Amerikaner Parker, Pearse, E. Torelle sind sich darin einig, daß der Frosch jedenfalls auf Tageslicht positiv reagiert. Pearse macht jedoch die Einschränkung, daß diesem Phototropismus im allgemeinen keine Photokinesis entspricht, d. h. die Tiere drehen der Lichtquelle wohl den Kopf zu, ohne sich jedoch in der betreffenden Richtung fortzubewegen. Seiner Ansicht nach sind die Landlurche im allgemeinen positiv, die Wasserlurche dagegen negativ, was vielleicht die widerspruchsvollen Resultate beim Frosch teilweise erklärt. E. Torelle hat Versuche angestellt mit einem Kasten, der auf der einen Seite diffuses Licht hatte, während von der anderen Sonnenlicht einfiel. Dieses lockte die Tiere zunächst an, doch zogen sie sich bald in das schwächere diffuse Licht zurück und verblieben dort; blaues Licht wurde rotem vorgezogen.

Wenn man überhaupt versuchen will, aus diesen so widerspruchsvollen Ergebnissen einen Schluß zu ziehen, so mag es der sein, daß das Auftreten einer Lichtquelle die Tiere irgendwie anlockt, manchmal vielleicht einfach dadurch, daß es als Fluchtreiz wirkt, wie z. B. ein Spalt in einem geschlossenen Kasten; in anderen Fällen wird vielleicht eine Beute vorgetäuscht. Dem würde nicht widersprechen, daß dieselben Tiere sich für gewöhnlich lieber an dunklen Orten aufhalten. Überhaupt hat, wie Merzbacher zeigt, das dauernde Vorhandensein einer Lichtquelle einen anderen Einfluß als deren plötzliches Auftreten. Während bekanntermaßen die Reflexerregbarkeit der Frösche im Dunklen zunimmt, kann auch umgekehrt ein einem anderen Reize vorausgehender Lichtblitz die Reaktion auf den ersteren verstärken. Im übrigen wird man, wie schon erwähnt, in Zukunft mehr als bisher die Lebensweise der Experimentiertiere in Betracht ziehen müssen. Hier bestehen ja schon zwischen Rana esculenta und Rana temporaria beträchtliche Unterschiede.

Der **Acusticus** aus einem Schneckenrudiment kommend, endigt dicht unter dem Kleinhirn in den seitlichen Teilen der Oblongata in zwei verschiedenen Kernen, wahrscheinlich auch im Kleinhirn selbst (Wlassak). Es ist anzunehmen, aber noch nicht nachgewiesen, daß aus diesen Endstätten beim Frosch wie bei allen anderen Vertebraten ein Faserzug zum kaudalen Abschnitt des Mittelhirns führt.

Sicher liegt dort ein großes Ganglion genau in der Lage, welche die hinteren Vierhügel bei den anderen Vertebraten annehmen, aber unter dem Tectum opticum, welches nur den vorderen Vierhügeln entspricht. Da weitere Bahnen von hier aus hirnwärts nicht bekannt sind, so dürfen wir annehmen, daß der Frosch des Rindenhörens entbehrt.

Man hat nun lange Zeit geglaubt, der Frosch höre überhaupt nicht, weil die Tiere auch auf starke Geräusche, z. B. laute Musik, Pistolenschüsse usw. in keiner Weise reagierten. Yerkes hat dann gezeigt, daß die Atmung sowie die Reaktion auf optische, taktile und elektrische Reize durch akustische Reize beeinflußt werden, und zwar wirken diese letzteren je nach dem Zeitverhältnis, in dem sie zu den ersteren stehen, verstärkend oder hemmend. Am interessantesten sind diejenigen Versuchsreihen, die sich mit dem Einfluß akustischer Rezeptionen auf die durch einen Hebel registrierte Atemfrequenz beschäftigen. Hier ist nämlich die Wirkung ganz verschiedenartiger Geräusche beschrieben. Der Ton der Stimmgabel bleibt bis zu 100 Schwingungen in der Sekunde ohne jede Wirkung. Dagegen bewirkt ein schriller Pfeifenton, der ungefähr dem „Angstschrei" eines gequälten Frosches entspricht, Verlangsamung der Atmung, das Geräusch eines ins Wasser springenden Frosches aber Beschleunigung. Beim Pistolenschuß wiederum ist die Wirkung ganz unsicher, bald verlangsamend, bald beschleunigend. Nach bewegten roten Papierfetzen soll der Frosch rascher als gewöhnlich schnappen, wenn zugleich eine Stimmgabel von 500 Schwingungen — dies entspricht ungefähr dem Summen eines Insekts — ertönt. Auch L. Edinger beobachtete, daß die Atemfrequenz eines leicht von Laub bedeckten Frosches stark zunimmt, wenn man etwa in einer Entfernung von 80 cm im Laube raschelt, während lautes Rufen ohne jede Wirkung bleibt. Aus alledem geht hervor, daß solche akustischen Reize, die im Leben des Frosches auch vorkommen, das Tier stärker ansprechen als andere ihm fremde, wenn diese auch noch so laut sind. Dies scheint auch Yerkes anzuerkennen; er vertritt jedoch die Ansicht, daß auch ein solcher adäquater Reiz niemals allein imstande sein könne, eine Bewegung auszulösen, sondern nur die Reaktion auf andere Reize zu erleichtern („Bahnung") oder zu inhibieren („Hemmung"). Der Schmerzensschrei oder der Sprung ins Wasser bei einem anderen Tiere können gewissermaßen die Aufmerksamkeit erregen (Bahnung), aber erst im Zusammenhang mit einem anderen, meist optischen Reiz den Fluchtreflex auslösen.

L. Edinger erkennt an, daß durch die Yerkes'schen Versuche

die Möglichkeit eines bahnenden resp. hemmenden Einflusses akustischer Reize bewiesen sei; dagegen, meint er, könne man keinesfalls daraus schließen, daß eine direkte Reaktion, d. h. eine auf rein akustische Reize erfolgende, unmöglich sei. Eine solche Reaktion könne man jedoch bei einem Tiere, das nicht mit der Rinde hört, nur dann erwarten, wenn es sich um adäquate Reize, d. h. solche, die dem Tiere wirklich etwas sagen, handle. Daß, wenn diese Bedingung zutrifft, eine direkte Reaktion sehr wohl erfolgen kann, beweist ihm eine persönliche Mitteilung O. Boettger's, nach der man den männlichen Laubfrosch mit nahezu absoluter Sicherheit zu sofortigem Quaken bringen kann, wenn man durch Reiben eines Mörsers in einem Topf das Quaken des Weibchens nachahmt.

Damit scheint mir bewiesen zu sein, daß es jedenfalls möglich ist, beim Frosch auch auf rein akustische Reize eine Antwort zu erhalten. Die Behauptung, daß dies biologisch adäquate Reize sein müssen, erscheint mir gleichfalls wahrscheinlich; ich selbst habe beobachtet, daß eine Eidechse, die ruhig sitzen blieb, während wir mit unseren Stöcken sowie mit Pfeifen und Schreien einen Höllenlärm verführten, sofort verschwand, als dabei zufällig ein kleines Rascheln im Laube entstand. Jedenfalls müssen diese Versuche mit biologisch adäquaten und inadäquaten Reizen fortgesetzt werden, wobei nachzuprüfen sein wird, ob eventuell auch für die anderen palaeencephalen Sinne (Opticus, Glossopharyngeus) ähnliche Gesetze gelten.

Daß der Frosch akustische Rezeptionen erhält und beantwortet, scheint mir nach dem oben Gesagten festzustehen.

Über die statischen Rezeptionen, die vom Labyrinth und durch den Nervus vestibularis vermittelt werden, ist viel gearbeitet worden. Nach den auch am Frosch angestellten Untersuchungen von Ewald, die bis jetzt unwidersprochen dastehen und von Bickel gleichfalls am Frosche bestätigt wurden, gehen beständig tonische Einflusse vom Labyrinth auf die Muskulatur über. Kopf- und Rumpfhaltung, Gehen und Sprung werden dadurch so intensiv beeinflußt, daß mit der Wegnahme eines Labyrinths die viel geschilderten, ganz abnormen Kopfstellungen sofort eintreten. Alle Bewegungen werden sofort unsicher, wenn man beide Labyrinthe fortnimmt. Umgekehrt kann der Tonus der Muskulatur eines Gliedes auch nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln erhalten bleiben, solange das Labyrinth intakt ist (Bickel). Man kann sich den Einfluß, den das Labyrinth auf alle Bewegungen ausübt, für den Statotonus nicht wichtig genug vorstellen, zumal der andere Apparat,

welcher (nach L. Edinger) bei den meisten anderen Vertebraten für den Statotonus so wichtig ist, das Kleinhirn, bei den Fröschen nur als Leiste ausgebildet ist. Auch für die Zusammenordnung der Augenbewegung mit der Kopfstellung ist hier ein Mechanismus gegeben; Zellen nahe dem Eintritt des N. vestibularis senden das dorsale Längsbündel aus, welches mit T-förmig geteilten Fasern einerseits im Halsmark, andererseits in den Augenmuskelkernen endigt. Dieses Bündel ist beim Frosch ausgebildet vorhanden (Ziba).

Darüber, an welcher Stelle des Zentralnervensystems die statischen Rezeptionen einmünden, ist man lange im Dunkeln geblieben. Es handelt sich hier zumeist um Versuche auf der schiefen Ebene und an der Drehscheibe, wie sie zuerst von Goltz angestellt wurden, der dabei folgendes beobachtete: Setzt man einen großhirnlosen Frosch auf ein Brett und senkt dieses zur schiefen Ebene, so klettert der Frosch diese Ebene in die Höhe, um sich dann auf der Kante im Gleichgewicht zu erhalten. Wird die Ebene (im Sinne des Tieres) gesenkt, so hebt dieses zuerst den Kopf, um sich dann rückwärts bergauf zu bewegen; im umgekehrten Falle wird der Kopf zuerst gegen die Ebene gesenkt und das Tier klettert dann nach vorne oben. Ebenso verhält sich der großhirnlose Frosch, wenn man ihn in das Zentrum einer rotierenden Drehscheibe mit dem Kopf nach der Peripherie setzt; er dreht sich dann in der der Drehscheibe entgegengesetzten Richtung. Auch hier beginnt zuerst der Kopf sich zu drehen. Hält man die Scheibe an, so beginnt zuerst der Kopf, dann auch der Rumpf sich nach der entgegengesetzten Seite, d. h. im Sinne der rotierenden Scheibe, zu bewegen. Alle diese Bewegungen sah Goltz ausbleiben, wenn er Thalamus und Zweihügel entfernte. Er glaubte daher im Mittel- und Zwischenhirn ein Gleichgewichtszentrum gefunden zu haben, ein Zentrum, das seine Reize von der Haut erhielt, denn wenn er einen größeren Teil der Schenkelhaut entfernte, gelangen die Versuche nicht.

Steiner zeigte zunächst, daß das letztere nicht richtig war. Er konnte auch größere Teile der Schenkelhaut ohne Störung entfernen und schloß daraus richtig, daß die hier in Betracht kommenden Rezeptionen zum größeren Teil aus Gelenken und Muskeln stammen. Er beobachtete ferner, daß, wenn man nur den Thalamus entfernte, die Kopfbewegungen auf der schiefen Ebene wie auf der Drehscheibe erhalten blieben, nur die Balanzierbewegungen des Rumpfes fielen aus. Während die Rumpfbewegungen auf der schiefen Ebene endgültig ausblieben, kehrten sie auf der Drehscheibe wieder, wenn Steiner alles Hirn bis auf die Kleinhirnleiste und die Medulla

oblongata entfernte. Trug er jedoch auch das vordere Drittel des Nackenmarkes ab, so hörte jede Reaktion auf. Von der Durchschneidung des Nervus VIII will er merkwürdigerweise keinerlei Wirkung gesehen haben.

Schrader hat zuerst erkannt, daß es sich hier um zwei ganz verschiedene Versuche handelt. Um sich auf der schiefen Ebene zu erhalten, bedarf nämlich das Tier außer statischen auch noch der feineren Rezeptionen des Tastsinns, und diese gehen verloren, wenn man den Thalamus fortnimmt. Dagegen fielen auch bei Wegnahme des Thalamus die Bewegungen auf der Drehscheibe (auch die des Rumpfes) nur vorübergehend aus. Nach kurzer Zeit kehrten sie wieder und blieben auch dann erhalten, wenn Schrader den vordersten Teil des Nackenmarkes entfernte. Erst wenn er den Schnitt hinter den Ursprung der Trigeminusgruppe legte, hörte jede Reaktion auf der Drehscheibe auf. Ebenso hörte sie auf nach Entfernung der häutigen, halbzirkelförmigen Kanäle sowie (im Gegensatz zu Steiner) nach Durchschneidung der Nervi VIII am Eintritt in die Kanäle, so daß es sich also offenkundig um eine Funktion dieser Nerven und ihrer Endkerne handelt. (Hier hat die Hautsensibilität keinen Einfluß, denn die Tiere drehten sich auch in einer Schale mit 5 proz. Cocainlösung.)

Damit war der Weg der statischen Rezeptionen, Bogengang—Nervi vestibulares—Oblongata im Prinzip festgestellt.

Zum Schluß seien noch die interessanten Untersuchungen mitgeteilt, die Babàk über den **Temperatursinn** der Froschhaut anstellte. Die Berührung der Haut mit dem kalten oder warmen Thermaesthesiometer verursacht nämlich deutliche Veränderungen in der Atemfrequenz des Tieres und zwar so, daß Kälte verlangsamend, Wärme beschleunigend wirkt, ohne daß jedoch die Änderung des Atmungsrhythmus der Erwärmung resp. Abkühlung proportional ist. Am empfindlichsten ist die Haut der distalen Partien. Die durchschnittliche Temperaturempfindlichkeit ist gleich der des Menschen oder noch etwas feiner.

Die Rezeptionen aus der Haut, den Muskeln und Gelenken werden durch die sensiblen Nerven, Spinalganglien und hinteren Wurzeln dem **Rückenmark** zugeführt. Ob die Gelenkrezeptionen im isolierten Rückenmark eine größere Rolle spielen, erscheint mir allerdings sehr zweifelhaft, da die betreffenden Kerne (Hinterstrangkerne) ja in der Oblongata liegen. Vielleicht erklärt dies die von Goltz beobachtete Tatsache, daß der Rückenmarksfrosch die mit den Dorsalflächen ineinander

verschränkten Füße, wenn man sie einige Zeit in dieser Lage festhält, nicht mehr zu lösen vermag. Schon Goltz hat diese Versuche dahin erklärt, daß daß Zentrum der Lagerung der Glieder außerhalb des Rückenmarks liegen müsse (seiner Ansicht nach im Kleinhirn und in den Zweihügeln). Ebensowenig kann man von einem Rückenmarkstier verlangen, daß es sich aus der Rückenlage in die Bauchlage umdreht, da ja der hierzu nötige statische Apparat fehlt; wo es doch vorkommt, handelt es sich wohl meistens um einen glücklichen Zufall.

Jedenfalls vernichtet die Durchschneidung der hinteren Wurzeln die aus der Haut kommenden taktilen, chemischen und thermischen Rezeptionen und unterbricht den Reflexbogen, der den Tonus der Muskulatur aufrecht erhält. Solange die hinteren Wurzeln intakt sind, behält die Muskulatur diesen Tonus; daß er bei den meisten Rückenmarkstieren in den vorderen Extremitäten aufgehoben ist, beruht nach Schrader darauf, daß der Dekapitationsschnitt zumeist die Kerne des Plexus brachialis trifft. Die Volkmann'sche Beobachtung, nach der das geköpfte Tier das künstlich abduzierte und gestreckte Bein sofort wieder an den Leib zieht, führt Brondgeest auf diesen Reflextonus zurück, bei dem die Flexoren augenscheinlich die Extensoren überwiegen. Werden die hinteren Wurzeln einer Extremität durchschnitten, so hängt diese (beim Rückenmarkstier) schlaff herab (Brondgeest, Cyon, Steinmann).

Bewegungen können nur durch irgendwelche Rezeptionen ausgelöst werden. Spontanbewegungen im eigentlichen Sinne, d. h. solche ohne ursächliche Reize, gibt es nicht, und wir können daher, falls wir den Ausdruck gebrauchen wollen, unter spontanen nur solche Bewegungen verstehen, deren Ursache wir nicht kennen. Darauf weist schon Blumenthal hin, wenn er Goltz entgegenhält: „spontaneine motus a cerebro gignantur?“ und dann weiterhin ausführt, daß es unmöglich ist, alle das Zentralnervensystem treffenden Reize zu übersehen und noch unmöglicher, festzustellen, welcher Reiz nun gerade die eine oder die andere Bewegung ausgelöst hat. — Dies ist klar: je mehr wir vom Gehirn und damit von den Kernen der Hirnnerven abtragen, desto weniger Rezeptionen erhält das Tier, desto weniger Bewegungen werden ausgelöst. Es ist ferner klar, daß zu denjenigen Reizen, die wir nicht übersehen können, in erster Linie die durch die Hirnnerven eintretenden, ganz vorwiegend die mannigfachen optischen gehören, so daß wir die von ihnen ausgelösten Bewegungen meist „spontan“ nennen werden. Hat dagegen das Tier als Eintrittspforten der Reize nur noch die

hinteren Wurzeln, so ist eine Kontrolle viel leichter durchzuführen und Bewegungen, deren Reize wir nicht kennen, d. h. eben „spontane", sind außerordentlich selten. Nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln beim Rückenmarkstier hört jede Bewegung auf (Hering, Bickel, Merzbacher) und ist auch naturgemäß durch keinerlei hemmungsbeseitigende Mittel (Strychnin, Pikrotoxin [Hering]) mehr auslösbar. Nach diesen Erklärungen bleibt aber immer noch merkwürdig, daß auch Rückenmarkstiere, deren sämtliche hintere Wurzeln intakt sind, sich außerordentlich selten bewegen, während die Oblongatatiere häufig umherkriechen; die letzteren springen auch fort, wenn man sie mit Säure pinselt, dagegen macht das Rückenmarkstier nur die bekannten Wischbewegungen (Steiner). Steiner meinte daher, im vorderen Drittel der Oblongata ein allgemeines Lokomotionszentrum suchen zu müssen (Goltz hatte es in der darüberliegenden Kleinhirnplatte vermutet), das allein imstande sein sollte, die via Gehirn und Rückenmark eintreffenden Reize in koordinierte Bewegungen umzusetzen. Schrader hat jedoch gezeigt, daß man dieses vordere Oblongatadrittel sehr wohl wegnehmen kann, ohne daß die koordinierte Bewegung aufhört. Auch Tiere, denen er diese Pars genommen hatte, krochen noch koordiniert umher und machten auch hier und da Sprünge. Legte er die Schnitte noch weiter nach hinten an, so zeigte sich eine weitere Abnahme der Koordination, doch kam es erst dann zu einer absoluten Störung, wenn der Schnitt in das Kerngebiet des Plexus brachialis fiel. Neuerdings haben Bickel und Sherrington gezeigt, daß auch der Rückenmarksfrosch in vorsichtig erwärmtem Wasser koordinierte Schwimmbewegungen mit den üblichen Hinterbeinstößen ausführt. Die Art der Bewegungen, welche ein Rückenmarkstier macht, ist immer wesentlich dieselbe wie sie auch das normale Tier ausführt, also Schwimm-, Kriechbewegungen usw., und es können solche Bewegungen durch die mannigfachsten Reize hervorgerufen werden. Besonders interessant sind Bewegungen auf solche Reize, die auch biologisch auf das unverletzte Tier einwirken. So bringt vermutlich der Wasserdruck beim Schwimmen die Zehen zum Spreizen. Baglioni hat nun gezeigt, daß, wenn man beim Rückenmarksfrosch mit Daumen und Zeigefinger leicht drückend die Planta pedis berührt, gleichfalls eine Spreizung der Zehen und Streckung des Beines auftritt, eine Bewegung, die fast genau dem normalen Sprung- und Schwimmstoß entspricht. Ferner hat Biedermann, der sich die bereits von Eckhard beschriebene Reflexsteigerung bei Kaltfröschen zunutze machte, bei diesen Tieren folgendes beob-

achtet: „Hat man einem abgekühlten Reflexpräparat das eine Hinterbein in Beugestellung gebracht, welche dann, wie erwähnt, recht lange anhält, und übt man nun einen Reiz (durch leichten Druck) auf die Zehen des anderen Fußes, so sieht man das angezogene Bein sofort wie gelähmt herabfallen, während das direkt gereizte angezogen wird. Dieser Versuch gewinnt besondere Bedeutung durch eine weitere Beobachtung Biedermann's, nach der solche Kaltfrösche, auf den Tisch gelegt, bisweilen alternierende Benge- und Streckbewegungen beider Schenkel machen, die ungefähr dem normalen Kriechen gleichkommen. Exner und Sherrington haben die Kombination von Ganglienzellen, welche, einmal erregt, zur Kontraktion gewisser Muskeln und Erschlaffung der Antagonisten führt, genauer studiert".[1]) Der von Exner geschaffene Begriff der Bewegungskombination bietet jedenfalls viel Anregendes und klärt viele Erfahrungen. Man kann zu dem Eindruck kommen, daß das ganze Rückenmark aus einer Summe solcher Apparate aufgebaut ist. Auf die Leistungsfähigkeit einzelner abgetrennter Rückenmarksteile hat wohl zuerst Goltz durch den bekannten Umklammerungsversuch aufmerksam gemacht. Diese Umklammerung, die, wie wir im biologischen Teile beschrieben haben, normalerweise den Zweck der Begattung hat, kommt auch dann zustande, wenn von dem ganzen Frosch nichts übrig ist als ein Ring aus den beiden Armen und dem sie verbindenden Bruststück. Reibt man bei einem solchen Segment mit dem Finger die Brusthaut, so wird dieser sofort von den Armen krampfartig umklammert und ebenso jeder andere beliebige Gegenstand. Ferner hat Bickel gezeigt, daß auch die Hinterbeine allein unter sich koordinierte Kriechbewegungen ausführen, wenn man sie durch einen Schnitt im unteren Brustmark von den vorderen Extremitäten trennt. Besser soll dies noch, wie Babák gezeigt hat, am Ende des Larvenstadiums gehen, wo die Vorderbeine bekanntlich noch keine große Rolle spielen und die hintere Partie des Rückenmarks an sich noch weniger enge Verknüpfungen mit der vorderen aufweist als beim erwachsenen Tier; das Hinterstück kriecht hier selbständig vermittels synchroner Bewegungen der Hinterbeine und des Schwanzes, eine Lokomotion, die auch „spontan", d. h. also ohne künstliche Reize erfolgen soll.

Wir sehen aus alledem, daß der Eigenapparat des Rückenmarks

---

[1]) Bei direkter Reizung der Vorderhörner können jedoch nach Untersuchungen von Baglioni und Frenga auch einmalige starke Reize (mechanische und elektrische) zu tetanischen Kontraktionen führen.

sehr wohl imstande ist, alle normalerweise vorkommenden Bewegungen auszuführen, mit Ausnahme einiger weniger, deren Zustandekommen die Intaktheit des Vestibularapparates voraussetzt. Trotzdem bewegt sich ein solches Rückenmarkstier fast gar nicht. Wir haben dies bereits damit zu erklären versucht, daß ein großer Teil der Rezeptionen, nämlich die durch die Hirnnerven zufließenden, hier fortfallen. Diese Erklärung reicht aber nicht aus gegenüber der von Schrader beschriebenen Tatsache, daß Tiere, denen man die beiden hinteren Drittel der Oblongata gelassen hat, noch anhaltend unruhig umherkriechen. Es erscheint wohl ausgeschlossen, daß diese Motilität einzig und allein auf den durch die letzten Hirnnerven zuströmenden Rezeptionen beruht. Die Erklärung scheint mir vielmehr in dem wahrscheinlichen Ausfall der Gelenkrezeptionen zu liegen, auf den schon anfangs verwiesen wurde. Bei den Säugern und den Menschen kann man mit Sicherheit nachweisen, daß die aus den Gelenken stammenden rezeptorischen Fasern in den Hintersträngen zur Oblongata aufsteigen und dort in Kernen endigen. Auch weiß man aus der Klinik und dem Experiment, daß sie die Raumwahrnehmung vermitteln. Ganz die gleiche anatomische Anordnung, Hinterstränge mit Endigungen in den Kernen der Oblongata, die sich wesentlich aus hinteren Wurzeln zusammensetzen, findet man beim Frosch. Die Annahme ist deshalb wohl gestattet, daß diese gleiche Anordnung der gleichen Funktion wie bei den Säugern dient. Wenn nun der Rückenmarksfrosch sich wenig bewegt und vor allem keine koordinierten Sprünge mehr macht, so liegt die Annahme nahe, daß dies aus Mangel der Arthrorezeptionen geschieht.

Ich möchte am Schlusse dieses Abschnitts einen ganz kurzen Überblick über diejenigen Untersuchungen geben, die sich mit der Frage beschäftigen, ob das Rückenmark eine eigene „Seele“ oder, um mit Pflüger zu reden, „sensorische Funktionen“ besitzt. In Deutschland hat sich mit dieser Frage meines Wissens zuerst Volkmann beschäftigt, und zwar in Erwiderung auf eine Schrift des Engländers Marshall Hall. Letzterer hatte behauptet, das Rückenmark besäße wohl rezeptives und reaktives Vermögen, aber ersteres habe nichts mit dem Gefühl und letzteres nichts mit dem Willen zu tun. Sein Hauptbeweis ist, daß die geköpften Frösche sich nicht spontan bewegen sollen. Hier setzt Volkmann's schon erwähnter und inzwischen durch die Annahme eines Reflextonus erklärter Versuch ein, nach dem der geköpfte Frosch die abduzierten Schenkel sofort wieder an den Leib zieht, und zwar auch dann, wenn man ihn senkrecht mit nach unten hängenden Beinen aufhängt. Ferner hat er

beobachtet, daß nach häufiger Reizung der Vorderbeine diese schließlich zum Schutz unter den Leib gezogen werden. Schließlich macht er darauf aufmerksam, daß, wenn man die Brusthaut kneift, das Tier sich mit beiden Vorderfüßen gegen den kneifenden Gegenstand anstemmt, um ihn fortzudrücken. Daraus schließt Volkmann, die vorhandenen Erfahrungen seien „nicht ausreichend, um zu beweisen, daß alle Reflexbewegungen geköpfter Tiere und namentlich geköpfter Amphibien ohne Mitwirkung der Seele als Prinzip der Empfindung und des Willens vor sich gehen".

Pflüger, der sich gleichfalls gegen Marshall Hall wendet, glaubt seinerseits, das Vorhandensein einer sogenannten Rückenmarksseele beweisen zu können. Bekannt sind seine Säurewischversuche am Rückenmarksfrosch. Bringt man dem Tier Essigsäure in die Kniekehle, so wird in der Regel der Unterschenkel des gereizten Beines, indem er sich beugt, mit der Sohle die Säure abwischen, während das nicht gereizte Bein sich zu gleicher Zeit streckt. Amputiert man jedoch den Unterschenkel und reizt über dem Stumpf, so tritt das Umgekehrte ein, d. h. das nicht gereizte Bein wird gebeugt und adduziert, worauf dessen Fußsohle die Säure abwischt. Ebenso wird auf eine Seite des Rückens gebrachte Säure zwar in der Regel mit dem gleichnamigen Schenkel abgewischt, doch kann dieser bei Amputation durch den der anderen Seite ersetzt werden. Schließlich führt Pflüger noch an, daß die Reizung der gleichen Körperstelle ganz verschiedene Wirkungen haben kann. Kneifen der Bauchhaut erzeugt stemmende Abwehrbewegungen der Beine. Dagegen wird Säurereiz der gleichen Stelle mit Wischbewegungen beantwortet. Auf Grund dieser Versuche kommt Pflüger zu folgenden Schlüssen: „So kann die Erreichung des Zwecks nicht für den Reflexprozeß verloren gehen, sondern die Innervation bestimmter Motoren geht verloren, wenn der Zweck nicht durch sie erreicht werden kann. Da nun die nach einem Reize eintretende Bewegung, obgleich immer dieselbe Hautstelle gereizt ist, den mannigfachsten Wechsel durchläuft, je nachdem es die Erreichung bestimmter Zwecke erheischt, so ist unwiderleglich dargetan, daß wir es mit empfindenden und wollenden Tierfragmenten zu tun gehabt haben."

Diese letzteren Worte mußten vor allem bei denjenigen auf scharfen Widerspruch stoßen, für die die Einheit dessen, was wir Bewußtsein nennen und seine Lokalisation im Gehirn a priori feststand. In diesem Sinne ist eine von Lotze herrührende Besprechung des Pflüger'schen Buches in den Göttinger Gelehrten Anzeigen gehalten.

Lotze ist der Ansicht, daß es sich schon beim normalen Wischversuch nicht mehr um einen einfachen Reflex handeln könne. Ursprünglich einfache Reflexe seien durch vom Gehirn gemachte Erfahrungen weiter ausgebaut worden, indem ursprünglich vom Gehirn bewußt ausgeführte Handlungen allmählich fertige Rückenmarksmechanismen schufen. Ohne jene vorher durch das einzige existierende Bewußtsein, nämlich das im Gehirn lokalisierte, bereits gemachten Erfahrungen seien diese verfeinerten Rückenmarksmechanismen undenkbar.

L. Auerbach glaubt aus den Pflüger'schen Versuchen jedenfalls auf das Vorhandensein einer Raumempfindung schließen zu können. Dies scheint ihm auch ein eigener Versuch zu beweisen, nach dem der Frosch die betupfte Stelle auch dann richtig trifft, wenn man das zu reizende Bein vorher in Hüft- und Kniegelenk gebeugt, in die Höhe hält. Es soll sich dabei um eine „lokalisierte Empfindung des Schmerzes, geleitet durch eine Gebrauchskenntnis der motorischen Apparate" handeln, ein Schluß, zu dem dieser Versuch natürlich nicht im geringsten berechtigt (s. o. unter Rückenmarksrezeptionen den zur Kontrolle gemachten Gelenkversuch von Goltz). Zugegeben wird von Auerbach eine Art einheitliches Bewußtsein, jedoch sei jedenfalls keinerlei Vorstellung von der Außenwelt, Erinnerung oder Überlegung vorhanden.

Schiff kommt in der Frage, ob das Rückenmark empfindet, wie Volkmann zu einen Non liquet; immerhin meint er, es sei „höchstwahrscheinlich, daß wirkliche Empfindungen nach Reizen auch in einem solchen Rückenmark (nämlich dem eines frisch enthirnten Tieres) zustande kommen". Mit dem Wegfall der Sinnesorgane soll jedoch jede Raumvorstellung und aus diesem Grunde die Möglichkeit einer willkürlichen, d. h. einer zielbewußten Bewegung verloren gehen. Der Auerbach'sche Versuch beweist seiner Ansicht nach kein lokalisiertes Ortsgefühl, sondern nur, „daß, wenn die nicht notwendig im Bewußtsein lokalisierte Empfindung, die der veränderten Lage entspringt, mit zu den erregenden Elementen der Reflexbewegung hinzutritt, diese eine andere wird".

Absolut ablehnend gegenüber den Pflüger'schen Versuchen verhalten sich Sanders Ezn und Goltz.

Sanders Ezn zeigt, daß, wenn man die Beugemuskeln des ganzen Schenkels durchschneidet und dann den Fuß in Säure taucht, das Tier keinerlei Versuch macht, sich aus seiner Lage zu befreien. Reizt man dagegen die durchschnittenen Muskeln einzeln mit Essigsäure, so kontrahieren sie sich, obwohl dies natürlich unter

den gegebenen Umständen keinen Zweck hat. Daraus geht nach Sanders Ezn hervor, daß dem Tier die Wahl über die Reflexmuskeln nicht freisteht, daß es nicht zu einem anderen Bewegungstyp greifen kann, wenn der normalerweise zu erwartende unausführbar ist. Gegenüber Pflüger's Versuchen bemerkt er mit Recht, daß auch beim unverstümmelten Tier die Reizung gleicher Stellen oft ganz verschieden beantwortet wird.

Darauf weist auch Goltz hin. Die Tatsache, daß Reizung der gleichen Stelle mit verschiedenen Mitteln (Säure, Kneifen) verschiedene Abwehrbewegungen erzeugt, beweist ihm nichts. Treffend führt er aus, daß z. B. gewisse aromatische Substanzen den Niesreflex auslösen, während Reiben der Nasenschleimhaut mit einem Glasstab ohne jede Wirkung bleibt. Im übrigen haben Goltz Versuche folgendes ergeben: Fixiert man dem Rückenmarksfrosch einen Teil der zu einer Bewegung nötigen Muskeln und Gelenke, so ist es ihm dennoch möglich, durch starke Anspannung der restierenden die Bewegung auszuführen, z. B. durch äußerste Beugung in Fuß- und Zehengelenken bei fixiertem Kniegelenk die Hüfte zu wischen. Dagegen ist das Tier außerstande, seine Wischbewegungen auszuführen, wenn man in den Weg der Bewegung ein Hindernis, z. B. einen eingeschlagenen Nagel oder einen Spatel bringt. Bei letzterem Versuch versagt allerdings auch der unversehrte Frosch, wenn man ihn unter den gleichen Bedingungen auf einem Brette fixiert. Goltz schließt aus alledem, daß jedenfalls beim Rückenmarksfrosch keinerlei Bewegungen vorkommen, die sich nicht physiologisch erklären lassen. Daß der Rückenmarksfrosch wirklich nicht empfindet, glaubt er daraus schließen zu können, daß seine Tiere sich bei langsamer Erwärmung des Wassers ruhig sieden ließen, ohne sich zu rühren, auch im Laufe des Experiments mit Säure betupft, nur die üblichen Wischbewegungen machten, um dann wieder in Bewegungslosigkeit zurückzuversinken. Diese Versuche haben sich jedoch nicht aufrecht erhalten lassen. Bei vorsichtiger Erwärmung verfallen allerdings auch ganz normale Frösche in eine solche Muskelstarre. Erwärmt man jedoch etwas rascher, so macht auch das Rückenmarkstier, wie das Blumenthal, Eckhard, Steiner, Sherrington gesehen haben, sofort die unruhigsten Bewegungen, ja koordinierte Schwimmstöße.

Es ist natürlich nicht angängig, wie dies Blumenthal getan hat, dieses letzte Ergebnis als Beweis im Sinne Pflüger's zu verwerten. Auf der anderen Seite wird sich aber auch nie beweisen lassen, daß mit der Tätigkeit des Rückenmarks nichts dem Bewußt-

sein Ähnliches verknüpft ist, ebensowenig wie man die Annahme einer Cytopsyche absolut widerlegen kann. Daß man, wie Goltz u. a. gezeigt haben, sämtliche Erscheinungen rein physiologisch erklären kann, scheint mir jedenfalls nichts zu beweisen, sonst könnte man aus dieser Konsequenz heraus, wenn die physiologische Wissenschaft genügend fortschreitet, auch einmal dazu gelangen, das Bewußtsein der menschlichen Hirnrinde zu negieren. Ich glaube deshalb, daß wir hier mit Volkmann, Schiff und Eckhard zu einem Non liquet gelangen müssen.[1])

Die **Medulla oblongata** des Frosches ist viel einfacher gebaut wie die der Säuger. Am Boden der Rautengrube liegen die Nervenkerne für den Hypoglossus und Vagus. Viele Vaguswurzeln ziehen (Wallenberg) ein gutes Stück in das Rückenmark hinunter, begleitet von Endkernen, in denen sie sich erschöpfen. Lateral und wenig vor den Vaguskernen liegen die Octavusendkerne, die im wesentlichen Vestibularisendfasern aufnehmen, da die Schnecke noch sehr rudimentär ist. Ventral von denselben zieht beiderseits aus dem Ganglion gasseri die Trigeminuswurzel bis in den oberen Teil des Rückenmarks. Durchschneidungs- und Reizversuche haben bisher keine Rücksicht darauf genommen, daß dieser mächtige sensible Apparat jedesmal mitgereizt wird. An der ventralen Peripherie der Oblongata liegen zahlreiche Bahnen aus und zum Mittelhirn und hier dürften wohl auch die Faserzüge sich ansammeln, die aus den Hinterstrangkernen zum gekreuzten Thalamus aufsteigen. Die Kerne sind bekannt, die Kreuzung beim Frosch noch nicht. Sie existiert aber überall sonst in der Wirbeltierreihe und führt die oben erwähnten Muskel- und Gelenksensationen dem Mittelhirn zu. Der von diesem Gebilde umschlossene Raum enthält zahlreiche zerstreute Multipolarzellen, die sich in der Gegend des Vestibulariseintritts zu einem etwas dichteren Komplexe anhäufen, der wohl dem Deiterskern der Vertebraten entspricht. L. Edinger hat für Vögel und Säuger es sehr wahrscheinlich gemacht, daß diese Zellen unter dem

[1]) In einer neueren Untersuchung, die mir erst während der Drucklegung dieser Arbeit bekannt wurde, zeigt Baglioni, daß den meisten oben erwähnten Abwehrbewegungen bestimmte Reflexe zugrunde liegen, nämlich so, daß die andauernde Reizung einer bestimmten reflexogenen Hautzone regelmäßig bestimmte Abwehrbewegungen hervorruft. Z. B. wird zum Wischen immer das gegenüberliegende Bein gebraucht, wenn die Haut der Unterhälfte des Unterschenkels und des Fußes gereizt werden, dagegen bei Reizung von anderen Hautstellen der unteren Körperhälfte die gleichseitige Extremität. Doch ist die Anordnung der reflexvermittelnden Centren keine segmentale, sondern eine funktionelle.

Einfluß des Kleinhirns einerseits, des Vestibularis andererseits stehend, der Aufrechterhaltung des Statotonus dienen, und daß die Krämpfe, welche man durch Reizung der Oblongata erhält (Heubner's Krampfzentrum), durch sie vermittelt werden. Aus den lateralen Zellen (Deiterskern) entspringen auch beim Frosch zweifellos die Fasern des dorsalen Längsbündels, Faserzüge, die sich teilend hinauf zu den Augenmuskelkernen, hinab zur Halsmuskulatur führen. Sie dürften die Assoziation zwischen Augen- und Kopfstellung vermitteln. Oliven und Pyramidenbahn besitzt der Frosch nicht.

Es war zu erwarten, daß gegenüber dem außerordentlich komplizierten Bau der Oblongata und bei dem engen Zusammenliegen funktionell so ganz differenter Apparate, das Experiment, das immerhin doch einen recht rohen Eingriff bedeutet, nur wenig Sicheres zutage fördern konnte. Was den meisten Untersuchern auffiel und zu den merkwürdigsten Theorien führte, waren die bei einseitiger Läsion auftretenden Dreh- und Rollbewegungen, die wir heute sehr einfach durch die Schädigung des Vestibularis erklären können. Ebenso selbstverständlich ist es, daß nach seiner Beschädigung, wie schon erwähnt, die Versuche auf der Drehscheibe nicht mehr glücken und auch der Tonus der Muskulatur wird nach Ausschaltung der von den Bogengängen ausgehenden Komplexe eine Herabminderung erfahren (Ewald, Bickel s. o.). Dagegen ist Steiner's Theorie, nach der im oberen Teile der Oblongata (Pars commissuralis Stieda) das Zentrum der koordinierten Fortbewegung liegen soll, unhaltbar und, wie wir bei Betrachtung des Rückenmarks gesehen haben, durch Schrader widerlegt worden.

Loeser hat die meisten Angaben exakt nachgeprüft, aber auch er erreichte weiter nichts, als was die Anatomie bereits lehrt; so z. B. wissen wir, daß beim Frosch die Kerne des Vagus weit in das obere Halsmark reichen, und daß in der Oblongata selbst nur noch kleine Abschnitte derselben liegen. In der Tat hat Loeser gefunden, daß Atemstörungen viel leichter durch Schnitte hinter dem Thalamus scriptorius zu erreichen sind, und es hat einer ganzen Anzahl von Versuchen bedurft, um festzustellen, daß in der Oblongata selbst Apparate für das Schlucken, Aufrechterhaltung des Gleichgewichts und Herzbewegungen vorhanden sind, während die Kerne und Apparate, die diesen Funktionen dienen, wohl bekannt sind. Nach einseitiger Durchschneidung erhielt auch Loeser zunächst Rotationsbewegungen und nachher deutliche Ataxie und Atonie. Die abdominalen Atembewegungen werden auf der Seite aufgehoben, wo die Oblongata durchschnitten ist. Ebenso geht auf

dieser Seite die Pupillenerweiterung nach Druck verloren, weil die sympathische Bahn zerstört ist. Natürlich hören die Atembewegungen am Kopfe auf, wenn die Facialisgegend durchschnitten wird, auch hier auf der gleichen Seite. Dagegen hebt einseitige Durchschneidung den Schluckreflex nicht auf, da dieser doppelseitig innerviert ist, und ebensowenig, aus dem gleichen Grunde, den zuerst von Paton, später eingehender von Goltz beschriebenen Quakreflex. Dieser Reflex wird nach Goltz dadurch ausgelöst, daß man dem großhirnlosen Tier mit dem befeuchteten Finger über die Haut des Rückens streicht. Der Laut, den dieses dann ertönen läßt, gleicht genau dem Quaken der in Freiheit lebenden Tiere. Drückt man das Tier irgendwie so zusammen, daß indirekt eine Dehnung der Rückenhaut zustande kommt, so quakt es gleichfalls. Dagegen hat Kratzen, chemische oder elektrische Reizung der Rückenhaut keine Wirkung, sondern anscheinend, wie Goltz schreibt, „nur eine ganz bestimmte Form der mechanischen Reize, nämlich Druck oder Streichung der Rückenhaut mit einem Körper, der eine glatte Oberfläche hat". Ist diese Bedingung erfüllt, so kann man das Tier beliebig oft quaken lassen. Nach Baglioni soll der Reflex nur eine nervöse Reaktion des durch den Druck komprimierten Atemapparates und das Quaken vielleicht nur eine Nebenerscheinung sein. Es scheint mir jedoch unwahrscheinlich, daß das leichte Bestreichen der Rückenhaut mit dem Finger, wie es Goltz beschreibt, eine derartige Wirkung haben soll. Der Reflex steht in Verbindung mit den Vaguskernen.

Über die Atembewegungen selbst besitzen wir gleichfalls eingehende Untersuchungen Baglioni's. Es handelt sich, wie bei höheren Tieren, um einpumpende und entleerende Bewegungen; dazwischen liegt jedoch beim Frosch die sogenannte „ventilierende Atmung", durch die die Luft zwischen Mundhöhle und Lungen hin und her bewegt wird. „Im normalen Atmungsakt des Frosches vollzieht sich die Inspiration durch die Muskeltätigkeit der Mundhöhle, die Exspiration durch die Elastizität des Lungengewebes, durch den intra-abdominalen Druck und vielleicht durch die Tätigkeit der Bauchmuskeln, der Gaswechsel aber durch die oszillatorischen Kehlbewegungen und durch die Periodizität der Atmungsmodi."

Man sieht, daß in der Oblongata und im Rückenmark die Grundlage für alle Bewegungen gegeben ist, und daß ein großer Teil der diese Bewegungen auslösenden Nerven hier enden. Auf diese gesamten Apparate können nun von weiter frontalen Zentren Spannungen,

Hemmungen und Sinnesrezeptionen wirken. Hier kommt in erster Linie das **Kleinhirn** in Betracht.

In die ganz schmale, dünne Cerebellarleiste des Frosches gehen sicher Bahnen aus dem Rückenmark und ebensolche aus dem Vestibularis ein; die letzteren scheinen sogar die Hauptmasse zu bilden. Fasern zur Haube der Oblongata und des Mittelhirns, welche vorhanden sind, dürfen in Analogie mit den gleichen, besser untersuchten, bei anderen Wirbeltieren als efferente angesehen werden. Für die Vögel und die Säuger ist es nach L. Edinger's Untersuchungen wahrscheinlich, daß mit diesen zu- und abführenden Bahnen das Kleinhirn den Zentralapparat für den Statotonus darstellt, diejenige Muskelspannung, die für die Aufrechterhaltung der Gesamtstellung des Körpers und der Glieder in Ruhe und Bewegung notwendig ist. Die geringe Größe des Organs bei dem breit dasitzenden Frosch spricht auch in diesem Sinne. Bei den weichen, wenig beweglichen Salamandern ist das Kleinhirn noch kleiner, ja bei einem subterran lebenden, wurmförmigen Salamander, Hypogeophis, fehlt es ganz.

Die außerordentlich nahen räumlichen Beziehungen zum Vestibularis lassen erwarten, daß Wegnahme des Organs den Muskeltonus ebenso stören wird, wie Wegnahme des Vestibularis selbst, ja bei der Kleinheit des Cerebellums dürften isolierte Zerstörungen dieses Organs, die den Vestibularis nicht treffen, nie gemacht worden sein, zumal, da ein Teil der Vestibularisfasern im Kleinhirn selbst verläuft. Eckhard, der mit tunlichster Vermeidung der Oblongata nur das Kleinhirn wegnahm, will keinen merklichen Einfluß auf die noch bestehenden Bewegungen gesehen haben. Er hatte vorher alle vor dem Kleinhirn liegenden Hirnteile entfernt, um eine Angabe von Goltz zu prüfen, nach der das Kleinhirn des Frosches einen Teil des Organs der Fortbewegung enthalten sollte, weil ein Frosch, dem Goltz alle vor dem Kleinhirn liegenden Teile fortgenommen hatte, erst durch die Wegnahme des Kleinhirns unfähig wurde, sich koordiniert fortzubewegen. Goltz, der auch eine Zunahme der Pigmentierung nach Wegnahme des Kleinhirns sah, mußte jedoch später zugeben, daß er seine Abtrennung nicht unter absoluter Schonung der Oblongata durchgeführt hat. Renzi wagt es nicht, aus seinen Erfahrungen am Froschcerebellum einen Schluß zu ziehen, und die Beobachtungen von Onimus, der bei einseitiger Verletzung des Cerebellums Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen nach der verletzten Seite sah, kamen offenbar durch Vestibularisstörungen zustande, denn genau das gleiche sah Ewald, als er

unter Intaktlassung des Kleinhirns einem Frosch nur das Labyrinth einer Seite wegnahm. Auf den Verletzungen des gleichen Apparates beruht es wohl auch, wenn Budge angibt, daß nach Abtragung der rechten Kleinhirnhälfte das Tier mit der rechten Seite tiefer als mit der linken sitzt, seine Wirbelsäule sich nach links krümmt und die Zehen des linken Hinterfußes sich ausstrecken.

Steiner bemerkte, daß seine Frösche ohne Kleinhirn häufig zu kurz oder zu lang sprangen, wenn sie in das Bassin wollten. Sie waren auch zu manchen Bewegungen ungeeignet; so kamen sie bei Balanzierversuchen auf der schiefen Ebene selten über die Kante des Brettes und zitterten dabei. Es ist sehr wohl möglich, daß es sich hier um eine Störung in der Regulation des Muskeltonus handelt.

Loeser gibt nämlich bei seinen kleinhirnlosen Tieren ausdrücklich eine Erschlaffung der Glieder durch Herabsetzung des Muskeltonus an. Die Bewegungen waren in ihrer Zusammenordnung und in bezug auf die Stärke der Kontraktion ungeregelt, was er auf den Ausfall normaler, von und zum Kleinhirn gehender Impulse zurückführt. Er nennt das „sensorische Ataxie". Doch scheint eine solche Annahme überflüssig und die beobachtete Herabsetzung des Tonus ausreichend für die Bewegungsstörung.

Im ganzen gewinnt man aus all diesen Versuchen den Eindruck, daß die Funktion des Froschkleinhirns sehr wohl die sein könnte, den gesamten Muskeltonus, jedenfalls innerhalb der Lokomotion, aufrecht zu erhalten.

Im Mittelhirndach endigt, wie schon beschrieben wurde, von außen her kommend, ein Teil der Sehbahn. Aus tieferen Schichten desselben stammen die gleichfalls schon erwähnten Fasern, welche in die Oblongata und das Rückenmark ziehen; außerdem endigen in diesen tieferen Schichten ebendaher kommende Fasern. Durch den Aquädukt getrennt, liegt ventral von diesem Eigenapparat des Mittelhirns die Summe der aus dem Großhirn kommenden Bahnen und vor allem liegen hier in der Basis des Mittelhirns drei wichtige rezeptorische Fasermassen: Hierher ziehen zum ventralen Thalamus die Gefühlsbahnen des Körpers herauf. Hier liegen Anteile des Trigeminus und hier befindet sich ein bei den Säugern zum roten Kern der Haube ausgebildeter, beim Frosch nur durch wenige Zellen vertretener Anteil des statotonischen Apparates.

Ziemlich alle Experimente bisher sind vollständig ohne Rücksicht auf diese komplizierten Verhältnisse angestellt; man versteht leicht, auf wie vielerlei Gebieten Ausfall, Reizung, Hemmung ein-

treten muß, wenn man etwa, wie dies zumeist geschehen ist, eine Mittelhirnhälfte, Dach und Basis zusammen, einfach durchschneidet.

Flourens beobachtete nach Wegnahme einer Mittelhirnhälfte Drehbewegungen nach der operierten, dagegen Desmoulin und Magendie nach der entgegengesetzten, und Renzi wiederum nach der operierten Seite. Letzterer hat zuerst festgestellt, daß diese Drehbewegungen überhaupt nur nach Operationen an der Mittelhirnbasis auftreten, wie dies Bechterew, Blaschko und Steiner, der diese Drehungen als Manègebewegungen beschrieben hat, bestätigten. Auch sie fanden, daß das Tier sich nach der nicht operierten Seite dreht und es ist anzunehmen, daß die Ergebnisse von Flourens und Renzi auf Reizungserscheinungen bei mangelhafter Exstirpation beruhen. Blaschko meint, daß es sich bei all diesen Erscheinungen um eine Durchschneidung der Pedunculi handelt, doch sind wahrscheinlich auch Mitverletzungen der Oblongata vorgekommen, worauf sich jedenfalls der von Goltz und Steiner beschriebene Ausfall des Quakreflexes zurückführen läßt.

Merkwürdig und einer weiteren Klärung bedürfend, scheinen mir folgende Versuche zu sein: Steiner fand nach Wegnahme der vorderen zwei Drittel des Mittelhirns Rückwärtsbewegungen des ganzen Tieres; er vermutet daher für diese ein Zentrum im hinteren Drittel. Ganz analog fand nun Loeser, wenn er die hintere Hälfte der Lobi optici fortnahm, Zwangsbewegungen nach vorn, die auch nach Monaten noch — allerdings nur auf Reizung — auftraten. Er geht auf diese Erscheinungen leider nicht näher ein.

Es scheint heute festzustehen, daß zweifellos das Mittelhirn, wahrscheinlich das vordere Drittel der Oblongata und vielleicht auch das Kleinhirn einen hemmenden Einfluß auf die Bewegungen ausüben. Darauf haben zuerst Setschenow und Paschutin hingewiesen, die bei Reizung der Sehhügel und Zweihügel eine Verlangsamung im Ablauf der Reflexe beobachteten, ebenso eine leichte Hemmung bei Reizung der Oblongata. Es ist ihnen jedoch nicht geglückt, den von Herzen, Schiff und Goltz gemachten Einwand, es handle sich hier um die an sich hemmende Wirkung eines zweiten interferierenden Reizes, ganz zu widerlegen. Tarchanow hat dann zuerst gezeigt, daß es möglich ist, durch einen Stich in die Zweihügel oder Sehhügel einen Reflex, nämlich den Umklammerungsreflex, für $^1/_2$—1 Stunde aufzuheben, während Stiche in irgendeiner anderen Region des Zentralnervensystems diese Wirkung nicht haben. Im gleichen Jahre fand Schrader, daß man den Umklammerungsreflex gewaltig steigern kann, wenn man direkt hinter der Kleinhirnleiste

einen Schnitt durch die Oblongata legt; es wird dann auch außerhalb der Brunstzeit jedweder Gegenstand krampfartig umklammert. E. Steinach und sein Schüler V. Langhans haben dann, anscheinend ohne Kenntnis der Schrader'schen Experimente gleichfalls gefunden, daß der Umklammerungsreflex sich verstärken und zu jeder Jahreszeit auslösen läßt, wenn man die Medulla oblongata hinter dem Kleinhirn durchschneidet. Der gleiche Erfolg tritt aber, wenn auch nicht ganz so vollkommen, auch dann ein, wenn man den Schnitt zwischen Oblongata und Mittelhirn legt. Nach Langhans sollen die Hemmungen von den Corpora bigemina und vom Kleinhirn ausgehen, doch haben auch vorsichtige Schnitte durch das Vorderstück der Oblongata eine Verstärkung des Krampfes ergeben. Vor kurzem hat Busquet angegeben, daß auch isolierte Abtrennung der Kleinhirnleiste den Umklammerungsreflex außerhalb der Brunstzeit entfesselt, doch ist eine solche Operation, wie schon erwähnt, schwer auszuführen ohne Verletzung der seitlichen Oblongata zumal des Deiterskernes. Steinach schließt daraus, „daß der Umklammerungsmechanismus des Froschmännchens außerhalb der Brunstzeit unter der Herrschaft eines Hemmungstonus steht, und daß die Grundbedingung für das Zustandekommen der natürlichen Brunst auf Herabsetzung, bzw. Sistierung dieses Hemmungstonus beruht". Dieser Hemmungstonus wird innerhalb der Brunstzeit aufgehoben durch gewisse Sekrete, über deren Ursprung zwei Ansichten existieren. Nach Tarchanow hat Wegnahme der Hoden keinen Einfluß auf den Reflex, während Anstich der Samenbläschen ihn vorübergehend aufhebt. Es handelt sich jedoch hier um Wegnahme innerhalb der Brunstzeit, d. h. einer Zeit, in der das Sekret bereits im Blute kreist. Nimmt man, wie das Steinach getan hat, die Hoden im Sommer oder Herbst heraus, so fehlt der Reflex im darauffolgenden Frühjahr. Sowohl bei diesen Tieren als auch bei impotenten (d. h. solchen, bei denen er von Natur fehlt) läßt sich der Reflex jedoch wieder herstellen, wenn man Hodensubstanz injiziert. Daraus geht wohl hervor, daß ein hemmender Einfluß zentralen Ursprungs besteht, der in der Brunstzeit durch die Sekretion der Hoden paralysiert wird. In letzter Zeit hat nun allerdings Baglioni behauptet, daß der eigentliche sexuelle Umklammerungsreflex sein afferentes Zentrum im Mittelhirn habe, das im Frühjahr durch Hodensekrete gereizt würde. Dagegen habe der am Rückenmarksfrosch auslösbare Reflex mit der Begattung überhaupt nichts zu tun, sondern sei als Kettenreflex zu bezeichnen. Baglioni hat hierbei die Auslösung des Reflexes durch Druck auf die Vorderpfoten (Steinach)

im Auge: dagegen klingt seine Theorie unwahrscheinlich, wenn wir uns an die Auslösung des Reflexes nach Goltz, nämlich durch Bestreichen der Brusthaut, halten; auch klettert Rana esculenta fast gar nicht. Schrader hat ferner festgestellt, daß auch ein anderer Reflex, nämlich der Freßreflex, gesteigert wird, wenn man den erwähnten Schnitt hinter der Kleinhirnleiste legt. Berührt man bei einem solchen (im normalen Zustande so scheuen) Tier mit dem Finger das Maul, so schnappt es sofort zu und versucht dann, mit den beiden Vorderfüßen den Finger hineinzustopfen. Nachdem es das eine Zeitlang vergeblich versucht hat, ändert sich das Spiel. Der Finger wird herausgeschleudert und mit beiden Händen gewaltsam fortgestoßen. Dasselbe geschieht mit einem Stück Fleisch und nie gelingt es, das Tier richtig zum Fressen zu bringen, wenn man nicht eben den Bissen künstlich so weit nach hinten schiebt, daß der Schluckakt in Kraft tritt. Es handelt sich also eigentlich nur um einen Schnappreflex, der im übrigen naturgemäß nicht mehr auslösbar ist, wenn man den Schnitt so weit nach hinten legt, daß es zu einer Verletzung der beteiligten Hirnnerven kommt. Der Engländer J. A. Gunn fand nun, daß sich genau der gleiche Erfolg erzielen läßt, wenn man nicht operierte Frösche mit Yohimbin vergiftet. Diese Tiere sollen schon zuschnappen, wenn man mit dem Finger einen Vorderfuß berührt; es scheint also, daß das Yohimbin ebenso wie die Hodensubstanz imstande ist, einen zentralen Hemmungstonus aufzuheben. Eine Großhirnwirkung kommt hier nicht in Betracht, da der Versuch auch bei großhirnlosen Fröschen glückt.

Nach diesen Versuchen könnten Hemmungen ausgehen vom Zwischenhirn, Mittelhirn, Kleinhirn und vom ersten Drittel der Oblongata.

Gegen einen hemmenden Einfluß des Thalamus sprechen alle sonstigen Erfahrungen. Wegnahme dieses Organs erzeugt alles eher als eine Zunahme der Motilität, im Gegenteil, wie wir noch sehen werden, einen nahezu soporösen Zustand, der sich nur zum geringen Teil im Laufe der Zeit bessert (Schrader). Wenn Reizung des Zwischenhirns reflexhemmend wirkt, und zwar mehr als die anderer Teile des Zentralnervensystems, so liegt dies wohl daran, daß gerade hier wichtige sensible Zentren liegen, deren interferierender Einfluß besonders stark ist. Wegnahme des Mittelhirns hebt den erwähnten Sopor teilweise auf, doch sind Bewegungen immer noch selten. Erst wenn auch das vordere Drittel der Oblongata hinter dem Kleinhirn abgetrennt wird, ändert sich mit einem Schlage das Bild. Die

Tiere sind nun „wie beseelt von einem unwiderstehlichen Bewegungstrieb. Unermüdlich kriechen sie vollkommen koordiniert umher und gelangen erst zur Ruhe, wenn sie sich irgendwo in einem Winkel festgerannt haben". Daß der Verlust des Kleinhirns hierbei eine Rolle spielt, scheint nach allem, was wir über dieses Organ und über die Folgen seiner isolierten Abtrennung wissen, sehr unwahrscheinlich; weitere Untersuchungen sind wünschenswert, die vorliegenden scheinen nicht absolut beweisend.

Dagegen scheint mir aus dem Obigen der Schluß möglich zu sein, daß vom Mittelhirn und höchstwahrscheinlich von dessen Übergangsgebiet zur Oblongata Hemmungen ausgehen.

Andererseits sollen nach Verworn vom Mittelhirn auch tonische Erregungen ausgehen. Es gelingt nämlich, bei der normalen oder noch besser bei der großhirnlosen Rana temporaria durch leichten Druck mit 2 Fingern auf die Haut an beiden Seiten des Rumpfes „eine tonische Kontraktion der Muskeln in allen Körpergebieten hervorzurufen, die den Reiz längere Zeit, bei großhirnlosen Individuen unter Umständen eine Stunde, überdauert, so daß das Tier mit gekrümmtem Rücken in Katzenbuckelstellung auf gestreckten Extremitäten unbeweglich stehen bleibt". Dieser Tonus hört auf, wenn man durch einen Schnitt zwischen Mittelhirn und Kleinhirnleiste das erstere von der Oblongata trennt und Verworn betrachtet daher als Bahn dieses Tonus die sensiblen Hautnerven, die sensiblen Ganglien des Rückenmarks, die lange aufsteigende Leitungsbahn des Rückenmarks, die sensiblen Elemente der Mittelhirnbasis, die motorischen Gebiete der Medulla oblongata, die absteigende motorische Leitungsbahn des Rückenmarks, die motorischen Ganglien des Rückenmarks und die motorischen Spinalnerven. Eine Veränderung der Reflexerregbarkeit auf chemische und elektrische Reize war während des Tonus nicht nachweisbar.

Der **Thalamus opticus** nimmt beim Frosche wie bei allen Vertebraten von hinten her die letzten Enden der sensiblen Bahnen aus dem Rückenmark und wahrscheinlich auch aus dem Trigeminus auf. Frontalwärts ist er mit dem Corpus striatum des Vorderhirns verbunden. Bahnen zur Großhirnrinde, wie wir sie bei den übrigen Vertebraten kennen, sind beim Frosch noch nicht gesehen. Über die Außenseite hinweg zieht der Tractus opticus, von dem auch einige Fasern in ihm endigen. An der Vorderseite des Thalamus liegt das Ganglion habenulae, das nach L. Edinger eine Bedeutung für die Schnauzensensibilität besitzen soll.

Wir haben also im Thalamus einen vorwiegend der Sensibilität,

vor allem dem Tastsinn dienenden Apparat zu vermuten. Dies erklärt hinreichend, warum der thalamuslose Frosch auf der schiefen Ebene versagt. Wenn er (s. o.) immerhin seine Kopfbewegungen dem Heben und Senken der Ebene anpaßt, so hängt das wohl damit zusammen, daß (L. Edinger) die statotonischen Bahnen in ihrem efferenten Schenkel auch vom Labyrinth, via Deiterskern beeinflußt werden können. Magnus und de Kleijn haben für die Katze wenigstens nachgewiesen, daß dieser Labyrintheneinfluß sich zunächst auf die Halsmuskulatur erstreckt. Wie stark die Ausfallerscheinungen auf dem Gebiete des Tastsinns sind, zeigt auch folgender Versuch von Schrader. Trieb er die Tiere dazu, eine freistehende Wand bis auf die Kante zu erklettern, so tappten sie auf der anderen Seite hilflos ins Leere und fielen herunter, während Tiere, denen er nur das Großhirn genommen hatte, sich durch einen geordneten Sprung aus der Situation zogen. Es ist natürlich klar, daß eine derartige Herabminderung der sensiblen Rezeptionen auch eine Beschränkung der Motilität zur Folge haben muß. In der Tat rangiert hier, wie Merzbacher gezeigt hat, die Wegnahme des Thalamus gleich nach der Durchschneidung der hinteren Wurzeln. Schrader hat zuerst [1]) diese starke Herabsetzung der „spontanen" Bewegungen nach Verletzung des Thalamus beobachtet. „Sind die Thalami", so schreibt er, „möglichst vollständig beseitigt, so sitzt das Tier zumeist regungslos da, wie in tiefen Schlaf versunken. Diese tiefe Depression löst sich jedoch langsam, wenigstens zum Teil, wieder. Aber noch nach 4 Monaten gelingt es mittels Schraubenvorrichtungen, die Tiere ins Wasser zu tauchen, ohne daß Bewegungen ausgelöst werden. Je nach dem Luftgehalt der Lunge mehr oder weniger tief eingetaucht, schwimmen die Frösche im Wasser, ohne ihre hockende Stellung aufzugeben, ohne ein Glied zu rühren."

Loeser, der im ganzen die Schrader'schen Ergebnisse bestätigt („willkürliche" Bewegung selten, Tastsinn herabgesetzt, Schwäche der Extremitäten), glaubt aus dem dauernden Bewegungsausfall auf die Zerstörung eines motorischen Thalamusganglions schließen zu müssen, doch ist m. E. nach dem Obigen eine solche Annahme zum mindestens unnötig und auch von Schrader nicht gemacht worden.

[1]) Eine isolierte Abgrenzung der Thalamusfunktionen war erst möglich, nachdem es gelungen war, das Großhirn ohne Mitverletzung der Thalami zu exstirpieren, während man vorher jenem Funktionen zuschrieb, deren Ausfall tatsächlich durch Thalamusläsionen bedingt war.

Im ganzen verhält sich der alle Hirnteile bis zum Thalamus inklusive (exklusive Großhirn) besitzende Frosch annähernd gleich dem normalen, wie wir im folgenden Abschnitt bei Betrachtung der Tiere mit und ohne Großhirn genauer sehen werden.

Es ist zweckmäßig, die Versuche, die sich mit dem **Großhirn** des Frosches beschäftigen, in zwei Gruppen zu teilen, nämlich solche, die von der Exstirpation und solche, die von der Reizung des Organs ausgehen. Wir wollen hier zunächst die ersteren besprechen, die auch historisch den Anfang machen.

Der erste, der das Großhirn des Frosches getrennt von den übrigen Hirnteilen exstirpierte, war Flourens. Schon vor ihm hatte allerdings Rolando die gleichen Versuche an Schildkröten gemacht, die aber anscheinend Flourens nicht bekannt waren. Flourens fand, daß der großhirnlose Frosch sich spontan nicht mehr bewegte, obwohl er angibt, seine Tiere noch monatelang beobachtet zu haben. Er glaubte auch, die großhirnlosen Tiere seien blind resp. einseitig blind nach Exstirpation einer Hemisphäre. Hier handelt es sich wohl ziemlich sicher um eine Mitverletzung der Optici, wie sie nach Langendorf auch bei äußerst exakten Operationen leicht vorkommen soll. Auf Grund seiner Versuche verlegte nun Flourens ins Großhirn den Sitz der „Sensibilität". (Nach Eckhard zitiert; vielleicht verstand Flourens unter sensibilité nur die sensorischen Eindrücke der Sinnesorgane.) Er hat später diese Ansicht modifiziert, und zwar in sehr geistreicher Weise, wie sie jedenfalls für den Menschen und die höheren Säuger noch heute Geltung hat. Er sagt nämlich: „L'animal qui a perdu ses lobes cérébreaux n'a perdu sa sensibilité, il la conserve toute entière; il n'a perdu que la perception de ses sensations, il n'a perdu que l'intelligence."

Auch Renzi hat in ähnlicher Weise zwischen intellektuellem und sensitivem Sehen unterschieden, indem er großhirnlosen Fröschen nur das letztere zuschrieb und meinte, sie könnten wohl sehen, aber das Gesehene nicht verwerten. Bereits zur gleichen Zeit, in der Flourens seine Versuche anstellte, hatten aber Desmoulins und Magendie gezeigt, daß Frösche ohne Großhirn sehr geschickt durch Lücken in einem ihnen vorgehaltenen Brette sprangen, also sehr wohl durch optische Eindrücke beeinflußt wurden. Sie gaben auch an, daß die Tiere, ins Wasser getaucht, spontan zu schwimmen begännen. Dagegen glaubte Paton nochmals das Fehlen jeglicher spontanen Bewegungen nach Großhirnexstirpation feststellen zu können, und nach ihm fand Onimus und später auch Eckhard, daß

die Schwimmbewegungen ausblieben, wenn man die Tiere nur vorsichtig genug und ohne jede Erschütterung ins Wasser brachte.

Besonders sorgsame Versuche auf diesem Gebiet verdanken wir Goltz, dessen Ergebnisse sich etwa so zusammenfassen lassen:

I. Der großhirnlose Frosch bewegt sich nicht spontan, d. h. solange er nicht künstlich gereizt wird (Beobachtungsdauer über 10 Monate).

II. Trifft ihn ein Reiz, so handelt er nicht als reiner Reflexmechanismus (im Gegensatz zum Rückenmarkstier), sondern zeigt zentrales „Anpassungsvermögen", z. B. findet er aus einer unter Wasser gestülpten Flasche, sobald Sauerstoffmangel eintritt, sehr rasch einen Ausweg, vermeidet Hindernisse auch dann geschickt, wenn man ihm ein Hinterbein an den Körper festnäht und somit den normalen Reflexmechanismus stört.

III. Aus der letzteren Beobachtung geht auch hervor, daß das großhirnlose Tier retinale Rezeptionen empfängt, und daß diese seine Reaktionen beeinflussen. Der Frosch wird auch dann nicht gegen ein Brett oder Buch springen, wenn er es der Richtung der übrigen Reize (meist Stich in den Schenkel) entsprechend unbedingt tun müßte.

IV. Die Anwesenheit des Großhirns hat einen hemmenden Einfluß auf das Zustandekommen gewisser Reflexe, vor allem auf den Umklammerungsreflex und den Paton-Goltz'schen Quakreflex. Während dieser Reflex beim normalen Tier nicht auslösbar ist, läßt er sich, wie schon erwähnt, beim großhirnlosen beliebig oft auslösen. Er fällt jedoch auch hier aus, wenn zu gleicher Zeit ein peripherer Reiz (z. B. Ischiadicusreizung) interferiert. Goltz erklärte deshalb auch den hemmenden Einfluß des Großhirns dahin, daß dieser dem Körper eine ganze Anzahl von Reizen zuführt, die, indem sie interferieren, reflexhemmend wirken. Von einem direkt hemmenden Einfluß, einem sogenannten Hemmungszentrum im Großhirn wollte er nichts wissen.

Während I. und II. zunächst unangefochten blieben, hat bei III. und IV. sofort die Kritik eingesetzt. Es war zuerst Langendorff, der zeigte, daß der Quakversuch auch bei doppelseitiger Blendung ganz wie nach Entfernung der Hemisphären glückt, daß ferner überhaupt die Reflexerregbarkeit im Dunkeln zunimmt. Daraufhin behauptet er, auch bei dem Goltz'schen Versuch handle es sich um eine Mitzerstörung der Tractus optici bei der Großhirnexstirpation. Bei Schonung der Optici soll der Versuch nicht glücken. Schloesser fand jedoch, daß nur der erste Teil von Langendorff's

Beobachtungen sich aufrecht erhalten ließ. Wohl quakten seine geblendeten Tiere regelmäßig, aber ebenso taten es die großhirnlosen Frösche auch bei sorgfältigster Schonung der Tractus optici (von Steiner bestätigt). Langendorff's Schüler Spode hat darauf die alte Behauptung nochmals aufgestellt, die Exstirpation des Großhirns rufe allein schon Blindheit hervor; doch ist diese Behauptung widerlegt durch die Versuche von Schrader, Loeser, Burnett, deren großhirnlose Tiere ebenso gut oder besser Fliegen fingen als die normalen. Schloesser will übrigens bei Reizung des Ischiadicus eine Verschiebung des Kehlkopfes nach hinten mit Schließen der Epiglottis beobachtet und damit in der Reizung der Antagonisten eine Erklärung für das Unterbleiben des Quakreflexes in diesem Falle gefunden haben. Die weitgehenden Resultate v. Boetticher's — Quaken nach einseitiger Blendung, nach Zerstörung der Trommelfelle, nach Durchschneidung der Geruchsnerven oder der Ischiadici — hat Schloesser nicht bestätigen können; diese Versuche glücken hier und da, wie denn auch der normale Frosch unter gewissen Umständen, z. B. wenn man ihn an den Vorderbeinen gefaßt in die Höhe hält, zumeist quakt.

Die These, daß der großhirnlose Frosch jeder spontanen Bewegung ermangele, blieb noch lange unangefochten. Auch Steiner hat sie bestätigt; was das Schwimmen angeht, hat er übrigens gezeigt, daß vorsichtiges Eintauchen ins Wasser auch beim normalen Tier nicht ohne weiteres Schwimmbewegungen auslöst. Umstürzend auf diesem Gebiet waren erst die Versuche von Schrader, von denen wir infolge des allzufrühen Todes dieses genialen Forschers leider nur eine kurze Veröffentlichung besitzen. Schrader schreibt über den großhirnlosen Frosch:

„Nach vollständiger Entfernung beider Großhirnhemisphären mit möglichster Schonung der Thalami optici ist in gut gelungenen Fällen jenes (d. h. das von Goltz und anderen beobachtete) Versinken in nahezu absolute Bewegungslosigkeit durchaus nicht zu konstatieren; denn

1. solche Frösche verlassen „spontan“ auch den erschütterungssicheren Galvanometerpfeiler;

2. im Aquarium beobachtet, wechseln sie zwischen Land- und Wasseraufenthalt wie normale Tiere unter den gleichen äußeren Verhältnissen;

3. zum Beginn der Winterkälte graben sie sich in die Erde und verkriechen sich unter Steinen usw.;

4. im Freien überwintert, passen sie sich den äußeren Be-

dingungen in gleichem Umfange und mit dem gleichen Erfolge an, wie ihre nicht operierten Genossen;

5. mittels einer Schraubenvorrichtung langsam ins Wasser gesenkt, unter möglichster Vermeidung jeglicher Erschütterung oder starker Wasserbewegung, beginnen sie nicht früher und nicht später zu schwimmen als Tiere mit Großhirn;

6. unsere, wie oben angegeben operierten Frösche fingen, als sie aus dem Winterschlaf erwachten oder im Sommer, Monate nach erfolgter Verheilung, sämtliche in einer geräumigen Glasglocke einhersummenden Fliegen. Sie besaßen, wie die Sektion lehrte, nichts mehr von Großhirnhemisphären. — Eine Regeneration derselben war, wie zu erwarten, nicht eingetreten."

Diese Ergebnisse sind durch die Untersuchungen Loeser's vollauf bestätigt worden. Seine Tiere zeigten nach der Operation nur eine 3—4 Tage dauernde Muskelerschlaffung und manche von ihnen fingen schon nach wenigen Tagen wieder Fliegen. Burnett hat dieses Fliegenfangen genauer beobachtet und gefunden, daß, wenn er großhirnlose und normale Tiere zusammen in eine Glasglocke mit Fliegen brachte, die großhirnlosen innerhalb kurzer Zeit sämtliche Fliegen wegschnappten, während die normalen kaum eine fingen. Er schließt daraus auf eine Steigerung des Freßreflexes nach Entfernung des Großhirns.

Es ist schwer, diese so verschiedenartigen Resultate in Einklang zu bringen, vor allem das Zustandekommen der Differenz zu erklären. Einen Fingerzeig scheinen mir einige Worte über die Operationstechnik bei Schrader zu geben. Nach seinen Angaben war die Entfernung der Hemisphären eben doch nur „mit möglichster Schonung der Thalami optici" auszuführen. Nun haben wir aber im vorigen Abschnitt gesehen, daß gerade nach Verletzung des Thalamus diejenigen Ausfallserscheinungen auftreten müssen, die Goltz und andere nach Wegnahme des Großhirns erhielten, nämlich eine starke Herabsetzung der Motilität infolge der Zerstörung wichtiger sensibler Bahnen. Es liegt daher außerordentlich nahe — und vor allem weist auch die historische Aufeinanderfolge der einzelnen Versuche darauf hin —, die früheren Resultate auf eine Thalamusverletzung infolge unzureichender Operationstechnik zurückzuführen. Es braucht sich dabei gar nicht um eine direkte Verletzung des Organs zu handeln; man denke nur daran, daß auch das sorgfältigste Austupfen mit Watte, wie es Goltz angibt, kleine Blutungen in den Sehhügeln, vor allem Nachblutungen, nicht verhindern kann. In dieser Richtung weist auch die Tatsache, daß

Loeser, der die besten Resultate erhielt, hier zum erstenmal das gefäßverengernde Adrenalin verwendet hat.

Die ersten Versuche, die sich mit der Reizung des Großhirns beschäftigten, hatten nicht den Zweck, Bewegungen auszulösen, sondern festzustellen, ob sich durch Großhirnreizung eine hemmende Wirkung auf den Ablauf der Reflexe erzielen ließe. Setschenow, Paschutin und Herzen haben diese Versuche mit rein negativem Erfolg (mechanische, chemische, elektrische Reizung) ausgeführt. Dagegen will Koranyi nach Bedecken der Hemisphären mit Fleischextrakt eine erhöhte Reflexerregbarkeit beobachtet haben. Alle späteren Forscher haben versucht, durch Großhirnreizung direkte Bewegungen oder Krämpfe zu erzeugen.

Steiner hat ohne jeden Erfolg das Großhirn mit Nadelstichen gereizt.

Guttmann und Heubel haben gleichfalls ohne jeden Erfolg die Hemisphären chemisch und elektrisch gereizt.

Langendorff erzielte durch elektrische Reizung einer Stelle im parietalen Teile der Hemisphäre Zuckungen der entgegengesetzten Körperhälfte. Diese Zuckungen sollen ausbleiben bei Abtrennung der Hemisphären von den unter ihnen liegenden Hirnteilen, sowie in Äthernarkose.

Ferrier kam zu ähnlichen Resultaten.

Exner, dessen Versuche bezweckten, die Leitungsdauer bei Reizen zu messen, gibt an: „Sticht man mit einem Stift in das Großhirn eines Frosches, so zuckt der Frosch mit einem Teil seiner Muskeln, gelegentlich auch mit dem Gastrocnemius.“

Lapinsky erhielt bei Rindenreizung mittels Kreatin typische epileptische Anfälle. Diese blieben aus, wenn man vor Auftragen des Kreatins die oberen Schichten der Rinde entfernte, ebenso, wenn man die Hemisphären vom Thalamus trennte. Bei faradischer Reizung erhielt Lapinsky für gewöhnlich nur Zuckungen, dagegen richtige Krämpfe bei den mit Kreatin vorbehandelten Fröschen. Auch die durch Reizung des am Boden der Rautengrube liegenden Heubner'schen Krampfzentrums erzeugten Krämpfe sollen bei Fehlen der Hemisphären weniger energisch verlaufen.

Löwit hat durch Einspritzungen gallensaurer Salze in die Aorta und Vena cava Krämpfe erzielt, die auf Curare ausblieben, also wohl zentralen Ursprungs waren. Sie hatten jedoch tetanischen Charakter, so daß es sich wohl kaum um Rindenreizung handeln dürfte.

Bickel hat daraufhin eingedickte Galle, gallensaure Salze und

Chlornatrium auf die Hirnrinde gebracht, und zwar unter Maßregeln, die jedes Durchsickern in andere Hirnteile ausschließen sollten. Unter diesen Umständen verlief die Rindenreizung völlig ergebnislos und ebensowenig ist es Bickel geglückt, auf elektrischem Wege von der Rinde aus irgendwelche Bewegungen hervorzurufen. Schließlich fand Baglioni, wenn er Karbolsäurelösung 10—15 Minuten lang auf die dorso-lateralen Teile des Froschgroßhirns einwirken ließ, daß dann auf irendwelche Reizung der Extremitäten, außer den gewöhnlichen Abwehrbewegungen ein klägliches Mianen, der sogenannte „Katzenschrei", erfolgte. Diese Wirkung blieb aus, wenn er vor der Reizung die Rinde abtrug oder direkt andere Teile des Zentralnervensystems reizte. Baglioni führt diese Erscheinung, die er auch am normalen Frosch bei sehr starken Reizen (Anblick der Schlange, starker elektrischer Schlag, starker Schmerz) beobachtete auf eine kortikale Erregbarkeitssteigerung des Exspirationsapparates zurück. Zuckungen der Extremitäten hat er nur dann beobachtet, wenn das Karbol in tiefer liegende Teile durchsickerte.

Alle diese Versuche widersprechen sich untereinander so stark, daß man heute wohl noch nicht zu einem klaren Ergebnis kommen kann. Erwiesen scheint die Möglichkeit einer Rindenreizung nicht, da bei allen positiven Ergebnissen die Mitreizung anderer Hirnteile sich nicht ausschalten läßt. Umgekehrt unterbricht die Abtrennung der Hemisphären auch die Lymphbahnen zu den tieferen Teilen und hindert so die Übertragung. Am ehesten für Rindenreizung scheint mir immerhin noch die Tatsache zu sprechen, daß Lapinsky's Reizungserfolge auch dann ausblieben, wenn er vor Auftragung des Kreatins die oberen Rindenschichten entfernte.

Wenn wir uns nun fragen, vermag das Großhirn selbst Bewegungen auszulösen und vermag es die von anderen Teilen des Zentralnervensystems ausgelösten Bewegungen zu hemmen, so glaube ich, müssen wir in der ersten Frage zum mindesten zu einem Non liquet gelangen, während die zweite sich mit einiger Wahrscheinlichkeit bejahen läßt. Selbst wenn es möglich sein sollte, durch starke künstliche Reizung der Hirnrinde Zuckungen auszulösen, so ist es doch noch sehr fraglich, ob auch die ganz anders gearteten biologischen Reize das gleiche vermögen. Jedenfalls ist kein Beweis dafür erbracht, daß der großhirnbesitzende Frosch irgend etwas zu leisten vermag, was nicht auch der großhirnlose bei intaktem Thalamus leisten kann.

Dagegen steht fest, daß gewisse Reflexe, wie der Quak-, der Umklammerungs- und der Freßreflex, bei großhirnlosen Tieren ge-

steigert sind, also wahrscheinlich vom Großhirn aus gehemmt werden. Ob diese Steigerung, wie Goltz meint, durch den Wegfall interferierender Reize zustande kommt, oder ob im Großhirn ein eigentliches Hemmungszentrum liegt, läßt sich mit Bestimmtheit nicht sagen. Im ersteren Sinne spricht u. a., daß nach Burnett die großhirnlosen Frösche den normalen Tieren deshalb alle Fliegen wegfingen, weil die letzteren zumeist mit Fluchtversuchen beschäftigt waren. Es ist ferner anfangs erwähnt worden, daß der einzige Sinnesapparat, der beim Frosch nachweislich eine Verbindung mit dem Großhirn hat, der Riechapparat ist. Da nun die Frösche ziemlich entwickelte Bulbi olfactorii besitzen, so muß deren Wegnahme, wie sie bei jeder Großhirnexstirpation unvermeidlich ist, den Ausfall einer größeren Summe von Rezeptionen bedeuten, Rezeptionen, über deren Charakter wir, wie gleichfalls anfangs erwähnt wurde, leider nicht das geringste wissen. Es wäre deshalb weiterhin zu untersuchen, welche Wirkung die alleinige Wegnahme der Riechbulbi auf die Reflexerregbarkeit des Tieres hat und wie sich überhaupt ein derartig operiertes Tier an sich und vor allem im Vergleich zum großhirnlosen verhält. Derartige Versuche dürften auch über die Funktionen des Großhirns beim Frosch weitere Aufschlüsse geben.

Zum Schluß sei hier noch einiges mitgeteilt über Versuche, die die Erforschung der **psychischen Fähigkeiten** des Frosches zum Ziele haben, ohne daß damit gesagt werden soll, daß diese Fähigkeiten an das Großhirn gebunden sind. Da die Psychologen zumeist fragen, ob eine Handlung bewußt und ob sie willkürlich vor sich geht, so wird es zweckmäßig sein, diese beiden Begriffe auf ihren Inhalt und ihre Brauchbarkeit hier ganz kurz zu untersuchen. Von einer willkürlichen Bewegung kann eigentlich nur der sie Ausführende selbst sprechen. Er wird das dann tun, wenn bei ihm „die Bewegungsvorstellung zeitlich der Bewegungsausführung vorausgeht“ (Bickel). Dagegen treten die unwillkürlichen Bewegungen entweder erst nach ihrer Ausführung ins Bewußtsein oder sie werden überhaupt nicht bewußt. Eine Kniestreckung z. B. kann also erfolgen, 1. willkürlich, d. h. mit Vorbedacht, 2. als Reflex auf Beklopfen der Patellarsehne, eine Reaktion, die dann zumeist sekundär ins Bewußtsein tritt, 3. beim Gehen, wo sie zumeist überhaupt nicht bewußt wird. Welches von den dreien aber der Fall ist, läßt sich exakt nur am eigenen Körper, mit einiger Exaktheit bei anderen Menschen bestimmen und bei Tieren nur vermittels Analogieschlüssen vermuten. Durch einen solchen Analogieschluß könnnen wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen, daß tierische

Handlungen dann im obigen Sinne willkürlich und bewußt ausgeführt werden, wenn die Ausführung auf Grund früherer, mehr oder weniger komplizierter Erfahrungen geschieht oder modifiziert wird.

Ob ein solches Modifikationsvermögen besteht, das ist wohl eine der wenigen, vielleicht die einzige, einer exakten Tierpsychologie zugängliche Frage. Die ersten kritischen Versuche in dieser Hinsicht verdanken wir Robert M. Yerkes, dem Gründer der tierpsychologischen Schule in Cambridge (Mass.). Yerkes hat zu diesem Zweck ein äußerst sinnreich ausgedachtes Labyrinth konstruiert. Es handelt sich um einen Kasten, an dessen Ende sich ein Wassertümpel befindet. Zwischen Eingang und Tümpel sind Hindernisse, Irrwege usw. angelegt. In den Weg des eintretenden Frosches ist eine dreieckige Pyramide gestellt mit einer Kante nach dem Eingang zu, deren eine Seite rot und deren andere weiß ist. Die Farben können vertauscht werden. Auf dem Wege nach dem Wasser muß das Tier eine der beiden Seiten passieren. Hinter der Pyramide, auch noch vor dem Wasser, befindet sich ein Rost aus Drähten, der so eingerichtet ist, daß bald seine rechte, bald seine linke Seite in den Stromkreis eines Induktionsapparates eingeschaltet werden kann. Die Einrichtung ist vermittels einer verschiebbaren Wand so getroffen, daß die jeweils geladene Seite blind ausläuft und vom Wasser abgeschlossen ist. Versucht das Tier auf diesem falschen Wege das Wasser zu erreichen, so kann es einen elektrischen Schlag erhalten. Die nicht geladene Seite läßt zwar zunächst den Weg offen, führt aber direkt vor dem Wasser in einen allerdings seitlich offenen Blindsack, so daß das Tier, um das Wasser zu erreichen, nochmals auf die andere Seite hinüberwechseln muß. Durch Verschiebung der Trennungswand ist es möglich, sowohl am Eingang als am Ausgang die blinde und die offene Seite zu vertauschen. Den Abschluß des letzten Blindsacks bildet eine Glasscheibe, während die vordere, direkt hinter den Drähten liegende Wand undurchsichtig ist. Yerkes kam mit diesem Apparat zu folgenden Ergebnissen:

Nach ca. 100 Versuchen finden die Tiere regelmäßig fehlerlos durch das Labyrinth. Sie lernen erheblich langsamer als Schildkröten.

Art der Assoziationen. I. Optische. Wird die Farbe am Eingang vertauscht, so läuft das gut eingelernte Tier wieder falsch. Es werden am Eingang 40 % Fehler gemacht, dagegen am Ausgang, wo sich nichts geändert hat, keiner. Die Verschiebung der vorderen, undurchsichtigen Wand auf die andere Seite hat hier wo

noch andere optische Zeichen bestehen, weniger Fehler im Gefolge als die Verschiebung der hinteren, direkt vor dem Tümpel liegenden Glasscheibe (50 und 100%).

II. Richtungssinn. Die gewählte Richtung wird, wenn sie auch blind endigt, längere Zeit beibehalten, indem das Tier die Wand berennt und in vielfachen Windungen umherläuft.

III. Berührungsempfindung. Berührt das durch Schläge früher verwarnte Tier die Drähte der blind endenden Seite, so kehrt es sofort um, auch wenn es keinen Schlag erhält. Auf der richtigen Seite macht es bei Berührung der Drähte eine Kehre, um dann aber den richtigen Weg fortzusetzen.

IV. Einwirkung von „Furcht". Macht der Experimentator sich deutlich bemerkbar oder treibt er gar die Tiere mit dem Stocke an, so fallen die Resultate wesentlich schlechter aus.

V. Dauer der gebildeten Assoziationen. Werden die Versuche 30 Tage, nachdem alles fehlerlos gegangen war, wiederholt, so macht das Tier am Eingang 20% und am Ausgang 60% Fehler.

VI. Assoziationen zwischen verschiedenen Reizen. Der Frosch wird beim Betreten der Drähte jedesmal erst durch einen Lichtreiz verwarnt, ehe er den elektrischen Schlag erhält. Das Tier lernt dabei nicht, schon den Lichtreiz allein durch die Flucht zu beantworten. Yerkes läßt die Möglichkeit offen, der Reiz sei so stark gewesen, daß er an sich hemmend wirkte, ev. kamen auch sonstige Störungen, z. B. durch den Beobachter in Betracht.

Mit wesentlich einfacheren Assoziationen, die sich vor allem den normalen biologischen Funktionen des Frosches besser anpaßten und deshalb rascher gelangen, beschäftigten sich die Versuche von Asa E. Schaeffer.

I. Er warf zunächst seinen Fröschen stark behaarte Raupen vor, die teilweise prompt gefressen, zumeist jedoch rasch wieder ausgespieen, jedenfalls aber nach durchschnittlich 7 Versuchen überhaupt nicht mehr angenommen wurden. Die Abneigung blieb ca. 10 Tage bestehen.

II. Die Tiere wurden mit Mehl- und Regenwürmern gefüttert, wobei sie die letzteren bevorzugten. Nun tauchte Schaeffer die Regenwürmer in Nelkenöl oder $CaCl_2$. Die so imprägnierten Würmer wurden zumeist prompt gefressen, seltener wieder ausgespieen und in beiden Fällen bereits nach 2 Versuchen überhaupt nicht mehr angenommen. Diese Abneigung zeigte sich bei 5 weiteren Versuchen

innerhalb der nächsten 22 Stunden und hielt etwas weniger vollkommen 5 Tage lang an. Bei einem anderen Versuch erhielten die Tiere, wenn sie einen Regenwurm berührten, einen elektrischen Schlag. Nach einem solchen Schlag wurden Regenwürmer 7 Tage lang nicht mehr angenommen. Mehlwürmer wurden während der ganzen Zeit prompt gefressen, woraus hervorgeht, daß es sich um keine Läsion der Geschmacksorgane handelte.

Schließlich seien noch einige Versuche erwähnt, die Dr. Zimmer, Breslau, im Kosmos beschreibt. Seine Frösche, die, wie alle anderen, zunächst nur nach bewegten Objekten schnappten, nahmen nach einiger Zeit auch tote Tiere an, die ihnen an der ruhig gehaltenen Spitze eines Federhalters dargeboten wurden, ja sie schnappten schließlich auch nach dem vorgehaltenen leeren Federhalter. Kröten lernten dies rascher als Frösche.

Wenn man auch einwenden kann, daß diese Versuche noch nicht zahlreich genug sind und einer weiteren kritischen Nachprüfung bedürfen, so wird man doch im ganzen zugeben müssen, daß der Frosch ein gewisses Modifikationsvermögen auf Grund früherer Eindrücke besitzt. Burnett hat nun versucht festzustellen, ob dieses Vermögen an das Großhirn gebunden ist, indem er die Yerkes'schen Versuche mit einem etwas einfacheren Labyrinth an großhirnlosen Fröschen wiederholte. Die Versuche fielen negativ aus, doch zeigten Burnett's Tiere eine solche Herabsetzung der spontanen Bewegungen (Thalamusverletzung?), daß sie mit Stock und Äthertropfen angetrieben werden mußten, was nach Yerkes (Abschnitt IV) eine starke Verschlechterung der Resultate zur Folge haben muß. Wie Burnett selbst angibt, wäre es zweckmäßig, mit großhirnlosen Fröschen zunächst einmal einfache Assoziationsversuche nach Art der Schaeffer'schen anzustellen. Er selbst hat aus Mangel an Material nur mit 3 Raupen experimentiert, wobei das Ergebnis zweifelhaft blieb. Hier sind also weitere Versuche wünschenswert. Phylogenetisch wissen wir jedenfalls, daß auch Fische, die noch kein Großhirn besitzen, bereits einfache Beziehungen zwischen verschiedenen Rezeptionen herzustellen vermögen, so daß auch beim großhirnlosen Frosch jedenfalls prinzipiell die gleiche Möglichkeit gegeben ist.

Das Vorstehende zeigt, daß sich bereits für einen guten Teil der am freilebenden Frosch beobachteten Erscheinungen die zum Zustandekommen notwendigen Bedingungen bis zu einem gewissen Grade feststellen lassen. Im ganzen sind die Bewegungen besser

studiert als die Rezeptionen. Immerhin geben uns unsere heutigen Kenntnisse der Sinnesphysiologie des Frosches die Möglichkeit, uns von seiner „Umwelt“ (v. Uexküll) ein gewisses Bild zu machen, wenn hier auch noch manche Lücken, besonders was den Riechapparat angeht, auszufüllen sind. Auch die sensiblen Rezeptionen aus Muskeln und Gelenken sind, wenigstens soweit sie proprioreze ptive Reflexe erzeugen, einigermaßen studiert. Was das Verhalten gegenüber Witterungsveränderungen angeht, so geben die Versuche über Temperatur und Atmung immerhin einige Hinweise. Dagegen besitzen wir so gut wie gar keine Erfahrungen über jene Veränderungen im Allgemeinverhalten des Tieres, wie sie die Jahreszeiten und vor allem die Reifung der Geschlechtsprodukte hervorbringen. Verhältnismäßig gut sind die muskulösen und nervösen Elemente studiert, welche der koordinierten Fortbewegung dienen. Wir haben erfahren, daß der gesamte hierzu nötige Apparat im Rückenmark enthalten ist, und daß es hier fertige Mechanismen gibt, die, einmal angeregt, zu einer bestimmten Bewegungsfolge führen, wie z. B. Druck auf die Sohle zu Schwimmstößen der Hinterbeine. Auch der Apparat, welcher von höheren zentralen Teilen aus solche Bewegungen erregt und hemmt, ist teilweise bekannt. Besonders genau beschrieben ist der Mechanismus, durch den es gelingt, die Stimme des Frosches auf künstliche Weise reflektorisch zu erregen, doch ist damit noch nicht gezeigt, wie nun dieses Quaken in der Natur zustande kommt. Möglicherweise handelt es sich, wie wohl auch bei der Auslösung der Schwimmbewegungen, um physikalische Veränderungen an der Oberfläche des Wassers, wofür die Tatsache spricht, daß dieses Quaken fast nur bei Wasserfröschen, fast nie in der Gefangenschaft und zumeist nur abends auftritt. Die biologischen Bedingungen für die Nahrungsaufnahme und für die Fortpflanzung sind etwas besser erforscht, doch ist auch hier noch viel zu tun. Das psychologische Verhalten ist erst neuerdings Gegenstand experimenteller Untersuchungen geworden, die auf ein gewisses Modifikationsvermögen schließen lassen.

Im ganzen zeigt es sich, daß es auch bei einem Tiere von verhältnismäßig einfachem und oft beobachtetem biologischem Verhalten, wie es der Frosch darstellt, bisher noch nicht möglich ist, das letztere auf Grund der uns zur Verfügung stehenden physiologischen Beobachtungen voll zu erklären.

Bibliographie.

Auerbach, L., Über die psychischen Tätigkeiten des Rückenmarks. Günzburg's Zeitschr. f. klin. Medizin, Jahrg. IV.

Babák, F., Über die Entwicklung der lokomotorischen Koordinationstätigkeit im Rückenmarke des Frosches. Pflüger's Arch., Bd. 93, 1903.

—, Über die Temperaturempfindlichkeit der Amphibien. Zeitschr. für (Psychol. u.) Physiol. d. Sinnesorgane, Bd. 47, 1912.

Baglioni, A., Contributo alla fisiologia sperimentale dei movimenti riflessi specificita qualitativa degli stimoli e specificita qualitativa dei riflessi. Arch. di fisiol., Bd. 1, 1904.

—, Chemische Reizung des Großhirns beim Frosche. Zentralbl. f. Physiol., Bd. 14, 1900.

—, Di un particolar modo di gracidree della rana. Lo sperimentale archivo di hiologia normale e pathol., anno LIV, fasc. 6, 1900.

—, Über den Atmungsmechanismus des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., Suppl. 1900.

— e Frenga, G., Una proprietà specifica degli elementi motori del midollo spinale. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. VI, 1907.

—, Sui riflessi cutanei degli anfibi e sui fattori che li condizionano. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 14, 1912.

Bechterew, W., Über die Funktion der Vierhügel. Pflüger's Arch., Bd. 33, 1884.

Beer, Th., Die Akkommodation des Auges bei den Amphibien. Pflüger's Arch., Bd. 73, 1898.

Bellonci, G., Über die zentrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 47, 1888.

Bethe, A., Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. 44, 1895.

Bickel, A., Beiträge zur Lehre von den Bewegungen der Wirbeltiere. Pflüger's Arch., Bd. 65, 1897.

—, Über den Einfluß der sensiblen Nerven und der Labyrinthe auf die Bewegungen der Tiere. Pflüger's Arch., Bd. 67, 1897.

Bickel, A., Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien. Inaug.-Dissert. Pflüger's Arch., Bd. 71, 1898.

—, Zur vergleichenden Physiologie des Großhirns. Arch f. d. gesamte Physiologie, Bd. 72, 1898.

—, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches. Arch. f. (Anat. und) Physiol., 1900.

Biedermann, W., Beiträge zur Kenntnis von den Reflexfunktionen des Rückenmarks. Pflüger's Arch., Bd. 80, 1900.

Blaschko, A., Das Sehzentrum bei Fröschen. Inaug.-Dissert. Berlin 1880.

Blumenthal, J., De medullae spinalis sensorio. Inaug.-Dissert. Berlin 1862.

Boetticher, W. v., Über Reflexhemmungen. Preyer's Sammlung physiol. Abhandlungen, Bd. II, Heft 3. Jena 1878.

Brehm's Tierleben, Bd. 4: Lurche und Kriechtiere. 4. Aufl. Neu bearbeitet von Franz Werner. Leipzig u. Wien 1912.

Brondgeest, Onderzoekingen over den Tonus der willekeurigen Spieren. Akademische Preisschrift. Utrecht 1860.

Budge, Physiologie des Menschen. Leipzig 1862.

Burnett, Th. C., Some observations on decerebrate frogs with especial to the formation of observations. Amer. Journal of Physiology, Vol. 30, Nr. 1.

Busquet, H., Action inhibitrice du cervelet sur le centre de la copulation chez la grenouille. C. R. Soc. de Biol., Bd. 68, H. 29, 1910.

Cole, S. W., Reactions of frogs to the chlorids of Ammonium, Potassium, Sodium and Lithium. Journ. of Comp. Neurology and Psychology, Vol. 20, 1910.

Cyon, E., Über den Einfluß der hinteren Nervenwurzeln des Rückenmarks auf die Erregbarkeit der vorderen. Berichte der sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften. Math.-phys. Abteil., 1865.

Desmoulins et Magendie, Anatomie des systèmes nerveux des animaux à vertebres. II. partie. Paris 1825.

Eckhard, C., Physiologie des Rückenmarks und Gehirns mit Ausschluß der Großhirnrinde. Hermann's Handbuch d. Phys. d. Nervensystems. Leipzig 1879.

—, Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns. Eckhard's Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 10, 1883.

Edinger, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Heft 1 u. 2. Frankfurt 1889 u. 1892.

—, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Bd. 2: Vergleichende Anatomie des Gehirns. 7. Aufl. Leipzig 1908.

—, Über das Kleinhirn und den Statotonus. Zentralbl. f. Physiologie, Bd. 26, 1912.

— und Yerkes, R. M., Offener Briefwechsel über das Gehör des Frosches. Journ. of Comp. Neurol. and Psychol., Vol. 16, 1906.

Engelmann, T. W., Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. Arch. f. ges. Phys., Bd. 35, 1885.

Ewald, K., Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

Exner, S., Experimentelle Untersuchungen der einfachsten psychischen Prozesse. Leipzig und Wien 1894.

—, Über Reflexzeit und Rückenmarksleitung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 8, 1874.

Ferrier, Die Funktionen des Gehirns. Braunschweig 1879.

Fick, A. E., Über die Ursache der Pigmentwanderung in der Netzhaut. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Gesellschaft in Zürich, Jahrg. 35, 1890.

Flourens, Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Paris 1824 u. 1842.

Gaupp, E., Anatomie des Frosches. 2. Abteil. Lehre vom Nerven- und Gefäßsystem. Braunschweig 1899.

Goltz, F., Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren des Frosches. Berlin 1869.

Graber, V., Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biolog. Zentralblatt, Bd. 5, 1885.

—, Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzungsbericht d. Wiener Akad. d. Wissenschaften. Math.-Nat. Fakultät, Bd. 87, Heft 1.

Gunn, J. A., The fly catching reflex in the frog. From the Pharmakology department of the University of Edinbourgh.

Guttmann, Über die Unempfindlichkeit des Gehirns und des Rückenmarks für mechanische, chemische und elektrische Reize. Arch. f. (Anatomie und) Physiol., 1866.

Hall, Marshall, On the reflex function of the medulla oblongata and medulla spinalis. Philos. Transactions Royal Society, 1833.

—, Lectures on the nervous system and its diseases. London 1836.

Hempelmann, Der Frosch. Zugleich eine Einführung in das praktische Studium des Wirbeltierkörpers. Leipzig 1908.

Hering, H. E., Über die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarksfrosches. Pflüger's Arch., Bd. 54, 1893.

Herzen, A., Expériences sur les centres modérateurs de l'action reflexe. Turin 1864.

Hess, C., Untersuchungen über den Lichtsinn der Reptilien und Amphibien. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 132, 1910.

Heubel, E., Das Krampfzentrum des Frosches und sein Verhalten gegen gewisse Arzneistoffe. Pflüger's Arch., Bd. 9, 1874.

Langendorff, O., Über die elektrische Erregbarkeit der Großhirnrinde beim Frosche. Rosenthal u. Senator's Zentralbl. f. d. medizin. Wissenschaften, 1876, Nr. 53.

—, Die Beziehungen des Sehorgans zu den reflexhemmenden Mechanismen des Froschgehirns. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1877.

Lapinsky, M., Über Epilepsie beim Frosche. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 74, 1899.

Loeb, J., Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1888.

Loeser, W., A study of the functions of different parts of the frogs brain. Journ. of Comp. Neurology and Psychology, Vol. 15, 1905.

Löwit, M., Über den Einfluß der gallensauren Salze auf die Herztätigkeit sowie auf einige Funktionen der peripheren und zentralen Nervensubstanzen. Prager Zeitschr. f. Heilkunde, S. 459—496, Taf. 20, 21.

Lotze, H., Besprechung von „Pflüger: Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks". Göttingische gelehrte Anzeigen, Stück 174 bis 177, Bd. 3, 1853.

Magnus, R. u. A. de Kleijn, Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung. Pflüger's Arch., Bd. 145, 1912.

Merzbacher, L., Über die Beziehungen der Sinnesorgane zu den Reflexbewegungen des Frosches. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 81, 1900.

—, Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbeltiere. Beobachtungen an Fröschen. Pflüger's Arch., Bd. 88, 1912.

Nagel, W. A., Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, Zoologica, Heft 18.

Onimus, Recherches expérimentales sur les phénomènes consécutifs à l'ablation du cerveau. Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1871, 7ième année.

Parker, G. H., The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. American Journal of Physiology, Vol. 10, Nr. 1.

Paton, G., On the perceptive power of the spinal cord. Edinburgh med. and surg. journal, Bd. 65, 1846.

Pearse, A. S., The reactions of Amphibians to light. From the proceedings of the American Academy of Arts and Sciences, Vol. 40, Nr. 6.

Pflüger, E., Die sensorischen Funktionen des Rückenmarks der Wirbeltiere nebst einer neuen Lehre über die Leitungsgesetze der Reflexionen. Berlin 1853.

Ramon, P., L'encephale des Amphibiens. Bibliographie, Tome 4, 1896.

Renzi, Saggio di fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psichica nelle quattro classe degli animali vertebrati. Annali universali di medicina dal R. Griffini, Vol. 186, 1863.

Rolando, L., Saggio sopra la vera struttura del cervello del uomo e degli animali e sopra le funzioni del sistema nervoso. Sassari 1809.

Sanders Ezn, H., Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus im Lendenmarke des Frosches. Ludwig's Arbeiten aus dem physiologischen Institut zu Leipzig, 1867.

A. Schaeffer, Habit formation on frogs. Animal behavior, Vol. 1, 1911.

Schiff, M., Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Bd. 1: Muskel- und Nervenphsyiologie. Lahr 1858—59.

Schloesser, W., Untersuchungen über die Hemmung von Reflexen, Arch. f. (Anatomie und) Physiologie, 1880.

Schrader, M. E. G., Zur Physiologie des Froschgehirns (vorläufige Mitteilung). Pflüger's Arch., Bd. 41, 1887.

Setschenow, J., Physiologische Studien über die Hemmungsmechanismen für die Reflextätigkeit des Rückenmarks im Gehirn des Frosches. Berlin 1863.

— u. T. Paschutin, Neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches. Berlin 1865.

Sherrington, C. S., The spinal cord. Schäfer's Textbook of Physiology, 1900.

—, The integrative action of the nervous system. London 1908.

Spode, O., Über optische Reflexhemmung. Arch. f. (Anatomie und) Physiologie, Bd. 3, 1879.

Steinach, E., Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. II. Über die Entstehung des Umklammerungsreflexes bei Fröschen.

Steiner, J., Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig 1885.

Steinmann, Über den Tonus der willkürlichen Muskeln. Mélanges biolog. tirés du bull. de l'acad. impériale de sciences de St. Pétersbourg, Bd. 7, 1871.

Tarchanoff, J. R., Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches. Pflüger's Arch., Bd. 40, 1887.

Torelle, E., The response of the frog to light. Am. journal of Physiology, Vol. 9, 1903.

Trendelenburg, W., Vergleichende Physiologie des Rückenmarks, I. Teil. Ergebnisse der Physiologie. Herausgegeben von L. Asher und K. Spiro, 10. Jahrg.

Verworn, M., Tonische Reflexe. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 65, 1896.

Volkmann, A. W., Über Reflexbewegungen. Müller's Arch. für Anat. u. Physiol. u. wissenschaftl. Medizin, 1838.

Wallenberg, A., Die kaudale Endigung der bulbospinalen Wurzeln des Trigeminus, Vestibularis und Vagus beim Frosche. Anat. Anzeiger, Bd. 30, 1907.

Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1909.

Wlassak, R., Das Kleinhirn des Frosches. Arch. f. (Anatomie und) Physiologie, Supplement 1887.

Yerkes, R. M., The instincts, habits and reactions of the green frog. Harvard. Psychol. studies, Vol. 1, 1903.

Yerkes, R. M., Inhibition and reinforcement of reactions in the frog. Journal of Comp. Neurol and Psych., Vol. 14, 1904.
—, The sense of hearing in frogs. ibid., Vol. 15, 1905.
—, Bahnung und Hemmung der Reaktionen auf taktile, durch akustische Reize beim Frosche. Pflüger's Arch., Bd. 107, 1905.
—, Mutual relations of stimuli in the frog Rana clamata Daudin. Harvard. Psych. Studies, Vol. 2, 1906.
Ziba, Shin-Izi, Über die Beziehungen des dorsalen Längsbündels zur Ophthalmostatik. Arch. f. Ohrenheilkunde, 1912.
Zimmer, K., Zur Psychologie der Lurche. Kosmos, Zeitschr. f. Naturfreunde, 1909, Heft 12.

Lebenslauf.

Ich, Fritz Edinger, wurde am 2. März 1888 als Sohn des Arztes Ludwig Edinger und seiner Ehefrau Anna geb. Goldschmidt in Frankfurt a. M. geboren. Ich bin preußischer Staatsangehöriger, jüdischer Religion.

Zuerst besuchte ich die Vorschule des Musterrealgymnasiums zu Frankfurt a. M. und dann von Ostern 1897 bis Ostern 1906 das Göthegymnasium daselbst, das ich mit dem Reifezeugnis verließ, um mich dem Studium der Medizin zu widmen.

Von den vorklinischen Semestern habe ich drei in Heidelberg, eins in Freiburg und zwei in Kiel verbracht, wo ich am 2. März 1909 die ärztliche Vorprüfung bestand. Von den klinischen Semestern verbrachte ich das erste in München, die vier folgenden in Heidelberg. Dort bestand ich am 5. Dezember 1911 das Staatsexamen.

Das praktische Jahr verbrachte ich am hygienischen Institut und an der psychiatrischen Klinik in Heidelberg, an der inneren Abteilung des städtischen Krankenhauses in Frankfurt a. M. und an der Poliklinik für Nerven- und Geisteskrankheiten der Königl. Charité in Berlin.

Die Approbation erhielt ich am 1. Februar 1913.

Meine akademischen Lehrer waren die folgenden Herren Professoren und Privatdozenten:

In Heidelberg: H. Arnsperger, Bettmann, Bütschly, Braus, Cohnheim, Curtius, Ernst, Fleiner, Fürbringer, Göppert, Gottlieb, Herbst, Hoffmann, Jaffé, Klebs, A. Kossel, H. Kossel, v. Krehl, Kümmel, Lenard, Leser, Marx, Menge, Morawitz, Moro, Narrath, Neu, Nissl, Oncken, Pfitzer, Quinke, Ranke, Schönrorn, Schreiber, Schuberg, Voelker, Wagemann, A. Weber, Willmanns, Wilms, Windelband, Zade.

In Freiburg: Gattermann, Gaupp, Himstedt, Keibel, Rickert, Weismann, Wiedersheim.

In Kiel: Brandt, Deussen, Dieterici, Harms, Heller, Hensen, Mewes, Reinke, Graf v. Spee.

In München: Bonn, Brentano, Doederlein, Klaussner, Kraeplin, v. Müller, A. Schmitt.

Allen diesen Herren sowie den oben noch nicht genannten Lehrern meines praktischen Jahres, den Herren Geh. Rat Bonhöffer, Dr. Dreyfuss, Dr. Homburger, Prof. Kramer, Dr. Schultheiss, Prof. Schwenkenbecher danke ich an dieser Stelle für meine wissenschaftliche Ausbildung. **Fritz Edinger,** approb. Arzt.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.